

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ
ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

ΠΡΟΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**«Φυσιολογία αναπαραγωγής κεφαλόποδων και μελλοντικός έλεγχος
της αναπαραγωγής τους.»**

Τζουλιέτα Μπιλτσάρι

ΒΟΛΟΣ 2017

**«Φυσιολογία αναπαραγωγής κεφαλόποδων και μελλοντικός έλεγχος της
αναπαραγωγής τους.»**

Διμελής Εξεταστική Επιτροπή:

1) Έλενα Μεντέ, Καθηγήτρια Φυσιολογίας Θρέψης Υδρόβιων Ζωικών Οργανισμών,
Τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας,
Επιβλέπουσα

2) Λευκαδίτου Ευγενία, Ερευνήτρια Β΄, Ινστιτούτο Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων και
Εσωτερικών Υδάτων, Ελληνικό Κέντρο Θαλάσσιων Ερευνών (ΕΛΚΕΘΕ), **Μέλος**

Στην οικογένειά μου

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να εκφράσω τις ειλικρινείς μου ευχαριστίες σε όλους όσους συνέβαλαν στο να φέρω σε πέρας την παρούσα Προπτυχιακή Διπλωματική Εργασία. Ιδιαίτερα θα ήθελα να ευχαριστήσω την Επιβλέπουσα καθηγήτρια της εργασίας αυτής, κα Έλενα Μεντέ για την πολύτιμη βοήθειά της και τη διαρκή υποστήριξή της, κατά τη συγγραφή της παρούσας εργασίας. Θα ήθελα να ευχαριστήσω την Δρ. Ευγενία Λευκαδίτου, που αποτελεί και μέλος της εξεταστικής επιτροπής για τις χρήσιμες συμβουλές τους και την καθοδήγησή της καθ' όλα τα στάδια διεκπεραίωσης της εργασίας. Καθώς και το Πανεπιστήμιο του Vigo στο οποίο είχα άμεση πρόσβαση σε βιβλία που αφορούν το θέμα της εργασίας μου. Τέλος, θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στην οικογένειά μου για την αμέριστη συμπαράσταση, βοήθεια και προ πάντων κατανόηση και ανοχή καθ' όλο το χρονικό διάστημα των σπουδών μου.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Τα κεφαλόποδα αποτελούν τα πιο εξελιγμένα μαλάκια, κατέχοντας σημαντική θέση στα θαλάσσια οικοσυστήματα. Ορισμένα είδη, όπως η σουπιά, το χταπόδι και το καλαμάρι, παρουσιάζουν ιδιαίτερο εμπορικό ενδιαφέρον. Η συνεχώς αυξανόμενη ζήτησή τους από την αγορά, έχει οδηγήσει στην ανάπτυξη εξειδικευμένων αλιευτικών εργαλείων για τη σύλληψή τους, ενώ τις τελευταίες δεκαετίες γίνονται έρευνες για την ολοκλήρωσή του κύκλου ζωής τους σε συνθήκες εκτροφής επιδιώκοντας την μαζική εκτροφή τους σε μονάδες υδατοκαλλιέργειας. Για να επιτευχθεί κάτι τέτοιο θα πρέπει πρώτα να αποκτηθεί σημαντική γνώση για την αναπαραγωγή τους. Στην παρούσα εργασία γίνεται εκτεταμένη επισκόπηση δημοσιευμένων πληροφοριών για την αναπαραγωγή των κεφαλοπόδων.

Τα κεφαλόποδα είναι γονοχωριστικά με εσωτερική γονιμοποίηση ενώ δεν έχει καταγραφεί κανένα ερμαφρόδιτο είδος. Η διαδικασία της αναπαραγωγής απαιτεί υψηλή δαπάνη ενέργειας και από τα δυο φύλα με αποτέλεσμα να εξαντλούνται και να πεθαίνουν μετά τον μοναδικό κύκλο αναπαραγωγής τους. Προκειμένου να εξασφαλίσουν τη διάδοσή τους τα διαφορετικά είδη των κεφαλοπόδων έχουν υιοθετήσει ποικίλες τακτικές ζευγαρώματος και ωοτοκίας.

Λέξεις κλειδιά: κεφαλόποδα, αναπαραγωγή, εκτροφή κεφαλόποδων

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ	1
1.1 Συστηματική κατάταξη και γενικά χαρακτηριστικά των κεφαλόποδων	1
1.2 Σκοπός της εργασίας	6
2. ΣΥΣΤΗΜΑ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ ΓΕΝΗΤΙΚΗ ΩΡΙΜΑΝΣΗ ΤΩΝ ΚΕΦΑΛΟΠΟΔΩΝ	7
2.1. Δομή συστήματος αναπαραγωγής και γεννητική ωρίμανση στα θηλυκά άτομα ..	7
2.2 Δομή συστήματος αναπαραγωγής και γεννητική ωρίμανση στα αρσενικά άτομα	11
3. ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ	16
3.1. Κύκλος αναπαραγωγής και ενεργειακό κόστος	16
3.2. Στρατηγικές Ωοτοκίας	18
3.3. Συμπεριφορά Ζευγαρώματος	20
4.ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΓΑΜΕΤΩΝ ΚΑΙ ΓΟΝΙΜΟΠΟΙΗΣΗ ΣΕ ΕΠΙΠΕΔΟ ΚΥΤΤΑΡΟΥ	27
4.1 Ωογένεση	27
4.2. Σπερμιογένεση	32
4.3. Γονιμοποίηση ωαρίων και προετοιμασία για εναπόθεση	32
5. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΥΠΟ ΕΛΕΓΧΟΜΕΝΕΣ ΣΥΝΘΗΚΕΣ	34
6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΚΑΙ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	38
7. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	45
7.1 ΞΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	45
7.2 ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	51
7.3 ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	51
8. ABSTRACT	52

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

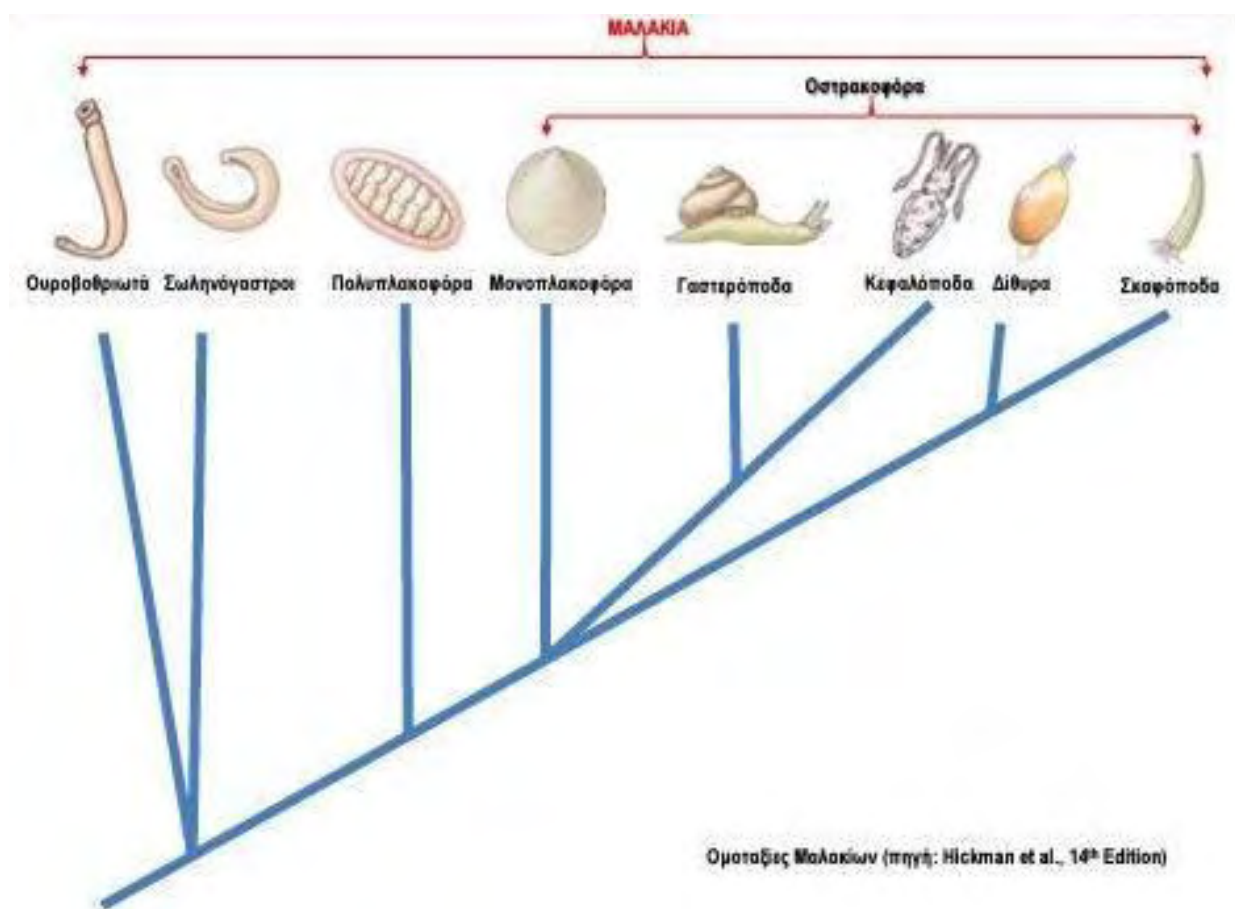
1.1 Συστηματική κατάταξη και γενικά χαρακτηριστικά των κεφαλόποδων

Τα κεφαλόποδα θεωρούνται τα πιο εξελιγμένα μαλάκια και είναι κατά αποκλειστικότητα θαλάσσια με ελάχιστα είδη να επιβιώνουν σε χαμηλές τιμές αλατότητας. Εμφανίζονται ως ξεχωριστή ομοταξία εδώ και περίπου 450 εκατομμύρια έτη και με βάση τα απολιθώματά τους περιλάμβαναν 17.000 είδη που αντιπροσωπευόταν σε πολύ μεγάλο βαθμό από τα ναυτιλοειδή και τα αμμωνιτοειδή (Boyle & Rodhouse, 2005), τα περισσότερα από τα οποία εξαφανίστηκαν μέχρι τα μέσα του Μεσοζωϊκού αιώνα (~ πριν από 180-150 εκ. έτη), δίνοντας τη θέση τους στα Κολοειδή κεφαλόποδα που εμφανίστηκαν κατά την Τριασική και Ιουρασική περίοδο (~ πριν από 250-145 εκ. έτη) (Roper *et al.*, 1984). Τα είδη που υπάρχουν μέχρι και σήμερα είναι περίπου 700, από τα οποία 6 ανήκουν στα Ναυτιλοειδή ενώ τα υπόλοιπα κατατάσσονται στις 4 τάξεις των Κολοειδών κεφαλοπόδων, δηλαδή στα Οκτώποδα (*Octopoda*), τα Βαμπυρόμορφα (*Vampyromorpha*), τα Τευθοειδή (*Teuthoidea*) και τα Σηπιοειδή (*Sepioidea*).

Τα κεφαλόποδα, καθώς μοιράζονται την γενική δομή του βασικού οργανισμού τους σώματος με άλλες ομοταξίες μαλακίων όπως τα δίθυρα και τα γαστερόποδα, διατηρούν ορισμένα από τα χαρακτηριστικά τους γνωρίσματα, όπως είναι η αμφίπλευρη συμμετρία του σώματός τους, το όργανο σίτισης το λεγόμενο ξύστρο (*radula*) και η ικανότητα να εκκρίνουν κέλυφος (Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο, 2012)

Το κοιλιακό μυώδες όργανο των μαλακίων, δηλαδή ο πόδας, στα κεφαλόποδα περιορίστηκε στην κεφαλική περιοχή (απ' όπου πήραν και το όνομά τους) και

διαχωρίστηκε σε βραχίονες ενώ ένα μέρος του σχηματίζει ένα χοανοειδή μυώδη σωλήνα τον σίφωνα ή υπόνομο (Hyponome) που βρίσκεται στο πίσω μέρος του κεφαλιού επάνω από τη μανδυακή σχισμή (Εικόνες 2 και 3). Με απότομη σύσπαση του μανδύα εκτοξεύεται από τον σίφωνα δέσμη νερού και το ζώο κινείται αντίθετα. Η κίνηση αυτή χρησιμοποιείται για σύλληψη λείας ή διαφυγή από εχθρό.



Εικόνα 1. Ομοταξίες Μαλακίων (Νταιλάνης Σ., 2014 Βιολογία ζώων/Μαλάκια, Κεφ.16).

Το όστρακο μπορεί να είναι εξωτερικό (εξώκογχα κεφαλόποδα) ή εσωτερικό (εσώκογχα κεφαλόποδα). Στα κολοειδή κεφαλόποδα το όστρακο είναι εσωτερικό υποπλασμένο και ιδιαίτερα στα Οκτώποδα υποτυπώδες. Τα πλοκάμια διατάσσονται

κυκλικά και φέρουν μυζητικές κοτύλες (βεντούζες), εξοπλισμένες με χυτινώδεις οδοντωτές στεφάνες ή άγκιστρα για τη σύλληψη της τροφής. Ο αριθμός των πλοκαμιών στα σημερινά κεφαλόποδα κυμαίνεται: 8 (χταπόδι), 10 (σουπιές-καλαμάρια) ή 38 (ναυτίλος). Στο κέντρο των πλοκαμιών υπάρχει το στόμα το οποίο φέρει σιαγόνες από κερατίνη (το σχήμα τους θυμίζει ράμφος παπαγάλου) για τον τεμαχισμό της τροφής, όπως επίσης και ξύστρο (radula).

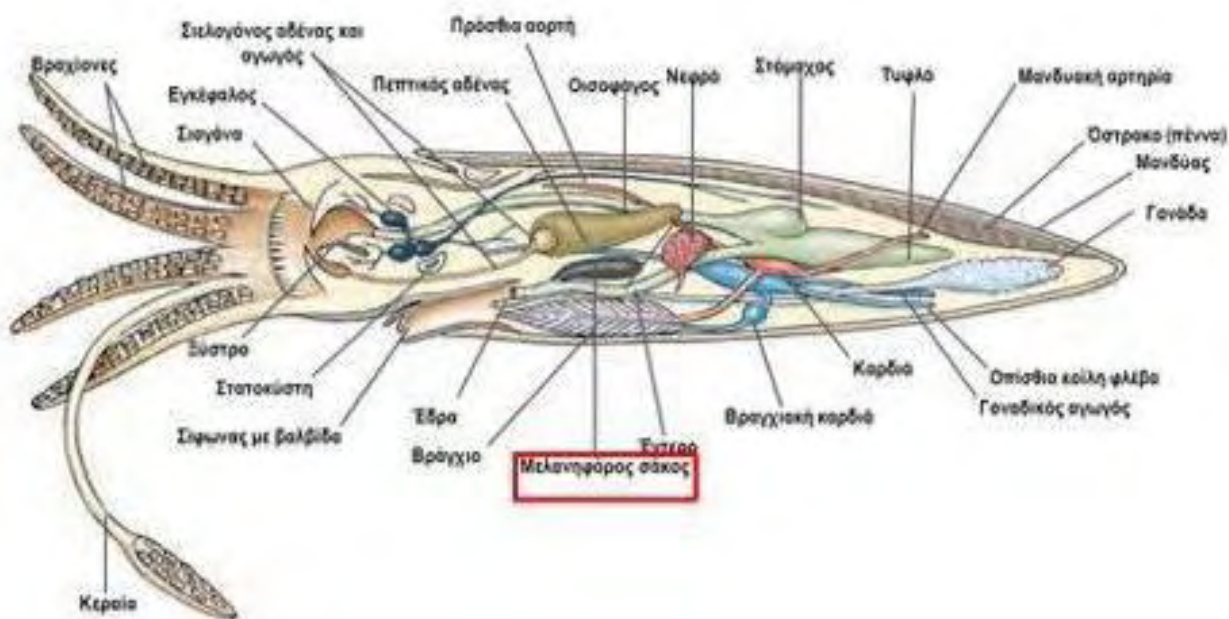
Ο μανδύας στα κεφαλόποδα σχηματίζει ανοιχτή στο περιβάλλον κοιλότητα (μανδυακή κοιλότητα) όπου βρίσκονται τα εσωτερικά όργανα περιβαλλόμενα, εκτός από τα βράγχια, από λεπτή ημιδιαφανή μεμβράνη που τα συγκρατεί επάνω στην ραχιαία εσωτερική επιφάνεια του μανδύα.



Εικόνα 2. Μορφολογία καλαμαριού. (Νταιλάνης Σ., 2014 Βιολογία ζώων/Μαλάκια,Κεφ.16. eclass.upatras.gr)

Τα κεφαλόποδα διαθέτουν εγκέφαλο, ο οποίος περικλείεται σε χόνδρινο εσωσκελετό, πολύ ανεπτυγμένο νευρικό σύστημα (το πιο ανεπτυγμένο μεταξύ των ασπονδύλων) και πολύ ανεπτυγμένα μεγάλα μάτια, που μπορούν να συγκριθούν με τα μάτια των σπονδυλωτών. Για το λόγους αυτούς συχνά χρησιμοποιούνται σε εργαστηριακά πειράματα νευρολογίας και οπτικής.

Το μέγεθός τους κυμαίνεται από μερικά εκατοστά έως μερικά μέτρα (Encyclopedia Britannica, 2017). Το σημερινό γιγαντιαίο καλαμάρι *Architeuthis* έχει πλοκάμια μήκους περίπου 15m.



Εικόνα 3. Ανατομία Καλαμαριού (Νταιλάνης Σ.,2014 Βιολογία ζώων/Μαλάκια,Κεφ.16. eclass.upatras.gr)

Η αναγνώριση του φύλου, τουλάχιστον στα ενήλικα άτομα, είναι δυνατή από τα εξωτερικά χαρακτηριστικά τους μια και παρουσιάζουν φυλετικό διμορφισμό που συνίσταται συνήθως στην μετατροπή ενός περιστοματικού βραχίονα των αρσενικών σε εξωκοτύλη. Η γονιμοποίηση των θηλυκών θεωρείται εσωτερική, μιά και η γονιμοποίηση των ωαρίων πραγματοποιείται πριν την εναπόθεσή τους στο περιβάλλον μετά τη μεταφορά των σπερματοθηκών (οι οποίες περιέχουν τα σπερματοζωάρια) στα θηλυκά, με τη βοήθεια της εξωκοτύλης. Κατά την εκκόλαψη των αυγών προκύπτουν ανεπτυγμένα νεαρά άτομα, δηλαδή χωρίς στην ουσία να υπάρχει προνυμφικό στάδιο. Τα κεφαλόποδα είναι νεκτονικοί, σαρκοφάγοι οργανισμοί και θηρεύουν την λεία τους ζωντανή (Iglesias *et al*, 2014). Διαθέτουν υψηλούς ρυθμούς μεταβολισμού και ανάπτυξης, γεγονός που αναγκάζει κάποια πελαγικά είδη να κατευθύνονται σε εποχιακές οριζόντιες ή σε νυχθήμερες κάθετες μετακινήσεις στην υδάτινη στήλη ώστε να εξασφαλίσουν την ποσότητα και ποιότητα της τροφής που απαιτείται στο στάδιο ανάπτυξής τους (Rodhouse & Nigmatulin, 1996).

Η συνεχώς αυξανόμενη ζήτηση της αγοράς για κεφαλόποδα σε συνδυασμό με το γρήγορο ρυθμό ανάπτυξης τους και την αυξημένη μετατρεψιμότητα της τροφής, τα καθιστούν ενδιαφέροντα είδη για εντατική υδατοκαλλιέργεια. Ειδικότερα μεταξύ των ειδών που αφθονούν στη Μεσόγειο και γενικότερα στα Ευρωπαϊκά νερά , το χταπόδι και η σουπιά είναι αυτά που παρουσιάζουν μεγαλύτερο ενδιαφέρον για υδατοκαλλιέργεια.

Μέχρι σήμερα η εκτροφή τους σε συνθήκες υδατοκαλλιέργειας παραμένει σε πειραματικό επίπεδο (Pierce *et al.*, 2010) . Οι δυσκολίες ολοκλήρωσης του κύκλου ζωής των κεφαλοπόδων σε συνθήκες εκτροφής εντοπίζονται κυρίως

- στον πλήρη έλεγχο της αναπαραγωγής

- στην εξασφάλιση βέλτιστων συνθηκών για την επιβίωση και την ανάπτυξη των εμβρυϊκών και των νεαρών σταδίων
- στην παραγωγή κατάλληλης τροφής για όλα τα στάδια ανάπτυξης και με οικονομικά βιώσιμους όρους και
- στην καλύτερη κατανόηση της ανοσοβιολογίας των κεφαλοπόδων (Vidal et al., 2014)

1.2 Σκοπός της εργασίας

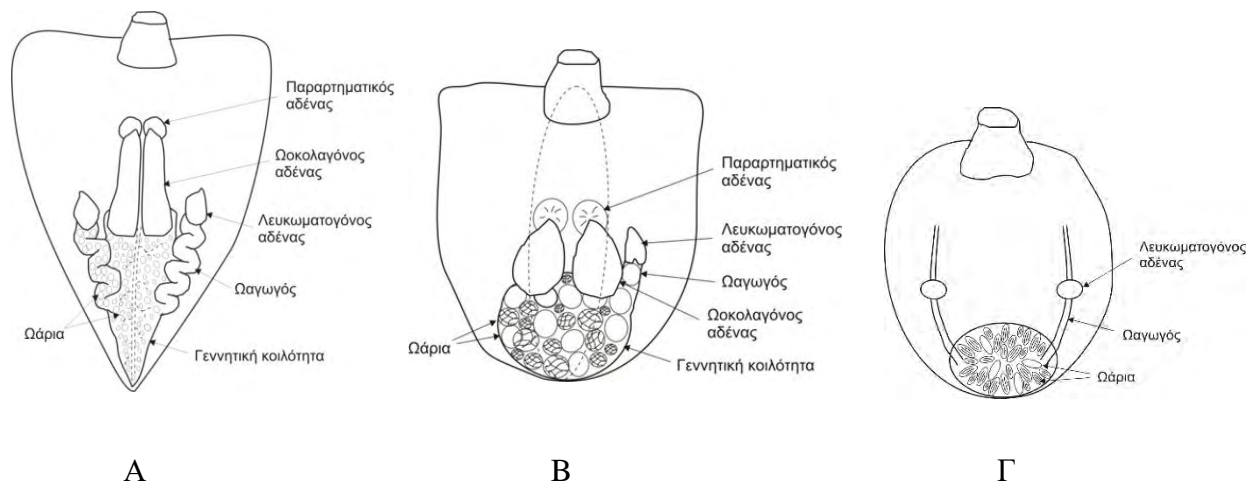
Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η επισκόπηση της υπάρχουσας γνώσης σχετικά με την αναπαραγωγή των κεφαλοπόδων από διάφορες πλευρές, όπως η οργάνωση του συστήματος αναπαραγωγής, η γεννητική ωρίμανση σε επίπεδο ατόμου και γαμετών, η βιολογία και η φυσιολογία της αναπαραγωγής καθώς επίσης οι τακτικές ζευγαρώματος και ωοτοκίας. Επιπλέον παρουσιάζονται τα πρωτόκολλα που ακολουθούνται για την εκτροφή των κεφαλοπόδων μέχρι σήμερα και γίνεται συζήτηση για τις δυσκολίες που αντιμετωπίζονται σχετικά με τον έλεγχο, την πρόκληση της αναπαραγωγής καθώς και τον χειρισμό των αυγών. Αναφέρονται προτάσεις ώστε τα κεφαλόποδα να αξιοποιηθούν οικονομικά, όχι μόνο ως τροφή.

2. ΣΥΣΤΗΜΑ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΚΑΙ ΓΕΝΗΤΙΚΗ ΩΡΙΜΑΝΣΗ ΤΩΝ ΚΕΦΑΛΟΠΟΔΩΝ

Το αναπαραγωγικό σύστημα των Κεφαλοπόδων έχει σχετικά πολύπλοκη δομή, αποτελούμενο από μία γονάδα που βρίσκεται στο γεννητικό κοίλωμα, από ένα σύστημα αδένων των οποίων οι εκκρίσεις εξασφαλίζουν την ανάπτυξη και προστασία των αναπαραγωγικών κυττάρων, καθώς και από έναν έως δύο αγωγούς των γαμετών (Λευκαδίτου, 2006).

2.1. Δομή συστήματος αναπαραγωγής και γεννητική ωρίμανση στα θηλυκά άτομα

Το αναπαραγωγικό σύστημα των θηλυκών παρουσιάζει αρκετές διαφορές μεταξύ των διαφορετικών τάξεων των κεφαλοπόδων (Εικ. 4, Πίν. 1)



Εικόνα 4. Αναπαραγωγικό σύστημα θηλυκών κεφαλόποδων: (Α) Τευθοειδή, (Β), Σηπιοειδή, (Γ) Οκτώποδα (Λευκαδίτου, 2006)

Πίνακας 1. Οργάνωση των Θηλυκών γονάδων στις 3 τάξεις των Κεφαλοπόδων

Τάξη	Αναπαραγωγικό σύστημα
Τευθοειδή	<p>Ωοθήκη κωνική με ένα (στην υπόταξη των Μυοψιδών και τα Phyrteuthinae) ή δύο (στα υπόλοιπα είδη της υπόταξης των Οιγοψιδών) μαιανδροειδής ωαγωγούς.</p> <p>Παρουσία ωοκολλαγόνων και λευκωματογόνων αδένων και στις 2 υποτάξεις.</p> <p>Παρουσία παραρτηματικών αδένων μόνο στα Μυοψιδή.</p> <p>Οι λευκωματογόνοι αδένες βρίσκονται στο άκρο των ωαγωγών.</p>
Σηπιοειδή	<p>Ωοθήκη ημισφαιρική με δύο ευθύγραμμους κοντούς ωαγωγούς.</p> <p>Παρουσία ωοκολλαγόνων, λευκωματογόνων και παραρτηματικών αδένων.</p> <p>Οι λευκωματογόνοι αδένες βρίσκονται στο άκρο των ωαγωγών</p>
Οκτώποδα	<p>Ωοθήκη με οβάλ σχήμα και δύο κυλινδρικούς ωαγωγούς.</p> <p>Παρουσία μόνο λευκωματογόνων αδένων.</p> <p>Οι λευκωματογόνοι αδένες βρίσκονται στο μέσο των ωαγωγών και τους περιβάλουν σαν δαχτυλίδι.</p>

Τα ωάρια στη γονάδα των θηλυκών κεφαλόποδων συγκρατούνται από έναν κεντρικό μίσχο με πολυάριθμες διακλαδώσεις (Λευκαδίτου,2006).

Κατά την γεννητική ωρίμανση των θηλυκών αρχικά αναπτύσσονται με ταχύτερο ρυθμό οι ωοκολλαγόνοι αδένες στη συνέχεια η ωοθήκη και στο τέλος οι ωαγωγοί με

τους λευκωματογόνους αδένες. Προκειμένου να μπορεί να προσδιοριστεί με σχετική αντικειμενικότητα και ακρίβεια ο βαθμός γεννητικής ωριμότητας ενός ατόμου έχουν αναπτυχθεί γενικευμένες αλλά και πιο εξειδικευμένες για συγκεκριμένα είδη (μιας τάξης ή σύμφωνα με την κλίμακα που προτάθηκε για τα Τευθοειδή από διεθνή επιστημονική ομάδα εργασίας του ICES (International Council for the Exploration of the Sea)).

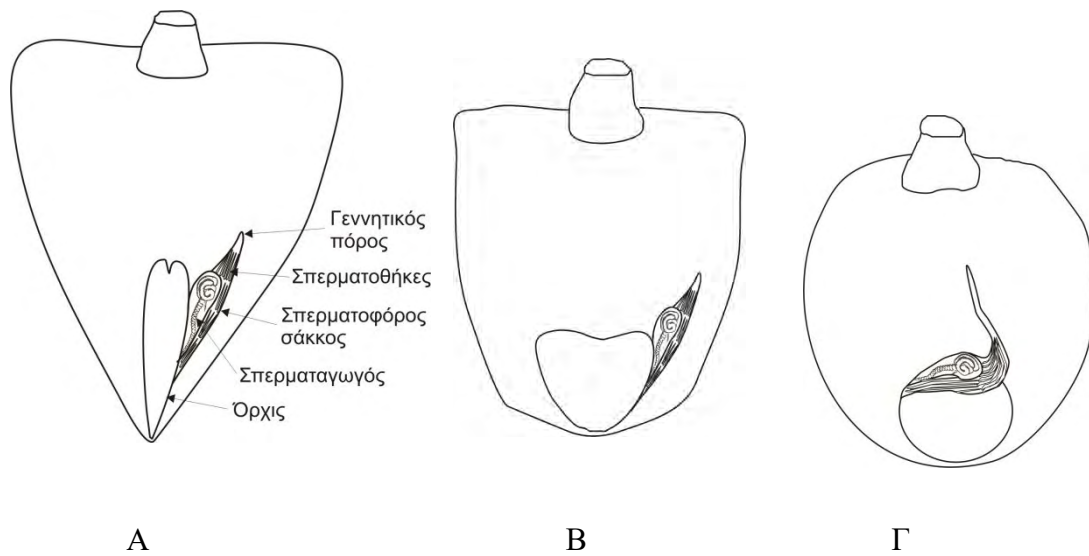
Πίνακας 2. Γενική κλίμακα για τον μακροσκοπικό προσδιορισμό των σταδίων γεννητικής ωριμότητας στα θηλυκά Τευθοειδή (ICES, 2010)

ΣΤΑΔΙΟ	ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ
Ανώριμα	Ωοθήκη ημιδιαφανής, ινώδης χωρίς ορατή με γυμνό μάτι δομή. Ωοκολλαγόνοι και λευκωματογόνοι αδένες μικροί και διαφανείς. Οι μαϊάνδροι των ωαγωγών τους δεν είναι ορατοί.
Αναπτυσσόμενα	Ωοθήκη υπόλευκη αδιαφανής με ορατά μικρά ανώριμα ωάρια, η οποία δεν φτάνει στο άκρο του μανδύα. Ωοκολλαγόνοι και λευκωματογόνοι αδένες μεσαίου μεγέθους, καλύπτουν μέρος των εσωτερικών οργάνων. Ωαγωγοί ανεπτυγμένοι, με καθαρά ορατό μαϊάνδρο.
Ωριμάζοντα	Ωοθήκη με σφιχτή δομή, γεμάτη με κιτρινωπά ωάρια διαφόρων μεγεθών που καταλαμβάνει ολόκληρο το πίσω μέρος του μανδύα. Μεγάλοι ωοκολλαγόνοι και λευκωματογόνοι αδένες

	που καλύπτουν τα άλλα εσωτερικά όργανα. Ωαγωγοί πλήρως ανεπτυγμένοι αλλά άδειοι.
Ωριμα	Η ωοθήκη περιέχει μεγαλύτερο ποσοστό μεγάλων ωαρίων. Ωοκολλαγόνοι και λευκωματογόνοι αδένες μεγάλοι και εξογκωμένοι. Ωαγωγοί γεμάτοι με μεγάλα διαφανή ωάρια.
Εξαντλημένα	Ωοθήκη πλαδαρή και συρρικνωμένη, πιθανόν με μικρό αριθμό ωοκυττάρων συνδεδεμένων στον κεντρικό μίσχο. Ωοκολλαγόνοι και λευκωματογόνοι αδένες πλαδαροί.

Κατά την ωοτοκία, τα θηλυκά, περιβάλλουν τα αυγά με ζελατινώδη ωαλβουμίνη, δημιουργώντας συστάδες τις οποίες είτε τις προσκολλούν σε σκληρό υπόστρωμα του βυθού ή σε άδεια όστρακα ή άλλα σκληρά αντικείμενα που βρίσκονται στο βυθό είτε τις προσδένουν σε κλαδιά φανερογάμων κτλ. με μία δαχτυλιοειδή προέκταση του περιβλήματος (Mangold, 1987). Υπάρχουν όμως και είδη, όπως πολλά είδη θράψαλων, που ελευθερώνουν μεγάλες ζελατινώδεις μάζες αυγών που αιωρούνται στα όρια των στρωμάτων θαλάσσιων μαζών με διαφορετική πυκνότητα (Boyle & Rodhouse, 2005).

2.2 Δομή συστήματος αναπαραγωγής και γεννητική ωρίμανση στα αρσενικά άτομα



Εικόνα 5. Αναπαραγωγικό σύστημα αρσενικών στα Τευθοειδή (Α), τα Σηπιοειδή (Β) και τα Οκτώποδα (Γ) (Λευκαδίτου, 2006)

Το αναπαραγωγικό σύστημα των αρσενικών είναι παρόμοιο στις διαφορετικές τάξεις των κεφαλοπόδων (Εικ. 5) , αποτελούμενο από:

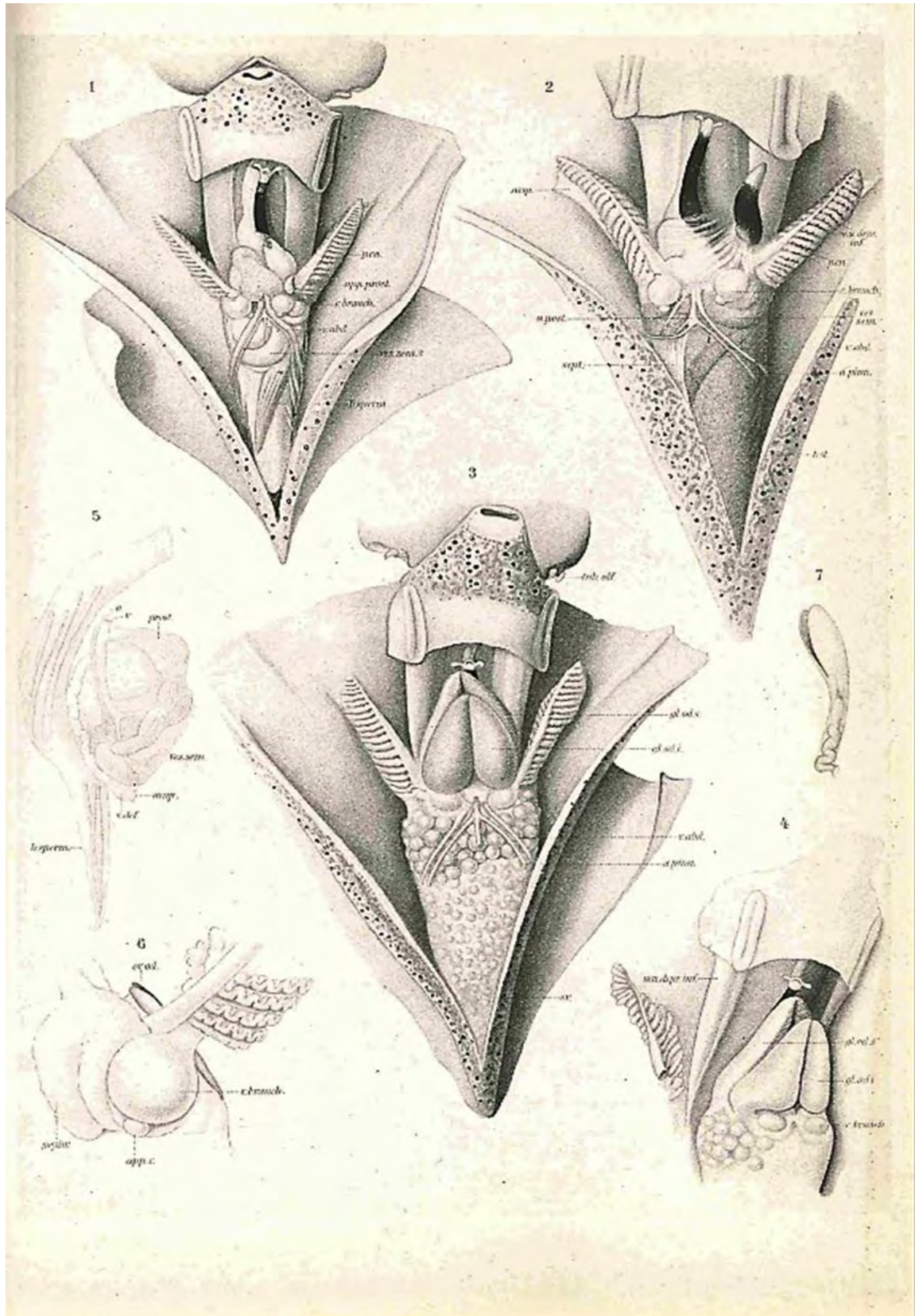
- Τον όρχη
- Το σύμπλεγμα του σπερματοφόρου που περιλαμβάνει εσπειραμένο σπερματογωγό (vas deferens), σύστημα προστάτη και βλεννώδη αδένα, αγωγό σπερματοφόρων (vas efferens) και σπερματοφόρο σάκο (Needham' s sac).

Πίνακας 3. Γενική κλίμακα για τον μακροσκοπικό προσδιορισμό των σταδίων γεννητικής ωριμότητας στα αρσενικά Τευθοειδή (ICES, 2010)

ΣΤΑΔΙΟ	ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ
Ανώριμα	Όρχης και σύμπλεγμα του σπερματοφόρου μικρά και αδιαφανή. Σπερματαγωγός όχι ορατός.
Αναπτυσσόμενα	Όρχης λευκό-γκρίζος, που καλύπτει σχεδόν το μισό πίσω τμήμα της μανδουακής κοιλότητας. Σύμπλεγμα του σπερματοφόρου υπόλευκο με καθαρά διακρινόμενο σπερματαγωγό. Η έξοδος του σπερματοφόρου σάκου διακρίνεται σαν μικρή προεξοχή του συμπλέγματος.
Ωριμάζοντα	Όρχης λευκό-γκρίζος με ορατή δομή, ο οποίος καλύπτει ολόκληρο το πίσω μέρος της μανδουακής κοιλότητας. Σπερματαγωγός ανεπτυγμένος και έντονα λευκός σε σχήμα μαιάνδρου. Σπερματοφόρος σάκος με μικρό αριθμό σπερματοθηκών όχι πλήρως ανεπτυγμένων.
Ωριμα	Όρχης υποκίτρινος, καλά ανεπτυγμένος με έντονα ορατό σπερματαγωγό. Σπερματοφόρος σάκος γεμάτος με πλήρως ανεπτυγμένες σπερματοθήκες που φτάνουν μέχρι τον γεννητικό πόρο.
Εξαντλημένα	Όρχης πλαδαρός. Σπερματοφόρος σάκος άδειος ή με μικρό αριθμό εκφυλισμένων σπερματοθηκών.

Τα αρσενικά εγκλείουν τα σπερματοζωάρια σε σπερματοθήκες. Στην συνέχεια τις μεταφέρουν στα θηλυκά όπου παραμένουν μέχρι την ωοτοκία. Το μέγεθος των

σπερματοθηκών συνήθως αυξάνει με το μέγεθος των ατόμων ενός είδους, καθώς και ποικίλλει μεταξύ των ειδών (Llipinski, 1998). Το μεγαλύτερο μέγεθος παρουσιάζεται στα Οκτώποδα ενώ το μικρότερο στα Σηπιοειδή.



Εικόνα 6. Σύμπλεγμα μανδύα και γεννητικά όργανα των ειδών *Abraliopsis morisii* (σχήματα 1-5) και *Abralia owenii*. (Curl Chun, 1898-1899)

Σχ. 1. Ανοιχτή κοιλότητα μανδύα αρσενικού. Σπερματοφόρος σάκος γεμάτος με σπερματοφόρα. Δείγμα από τον Ινδικό ωκεανό.

Σχ. 2. . Ανοιχτή κοιλότητα μανδύα αρσενικού από τον Ατλαντικό με έντονα διογκωμένο όρχη και προεξέχον το άκρο του σπερματοφόρου σάκου.

Σχ. 3. Ανοιχτή κοιλότητα μανδύα μεγάλου θηλυκού από τον Ινδικό ωκεανό, με ώριμα αυγά και έντονα διογκωμένους λευκωματογόνους αδένες.

Σχ. 4. Οι λευκωματογόνοι αδένες και τα γειτονικά όργανα από το ίδιο θηλυκό με το σχήμα 3.

Σχ. 5. Σύμπλεγμα του σπερματοφόρου αρσενικού ατόμου, ραχιαία όψη.

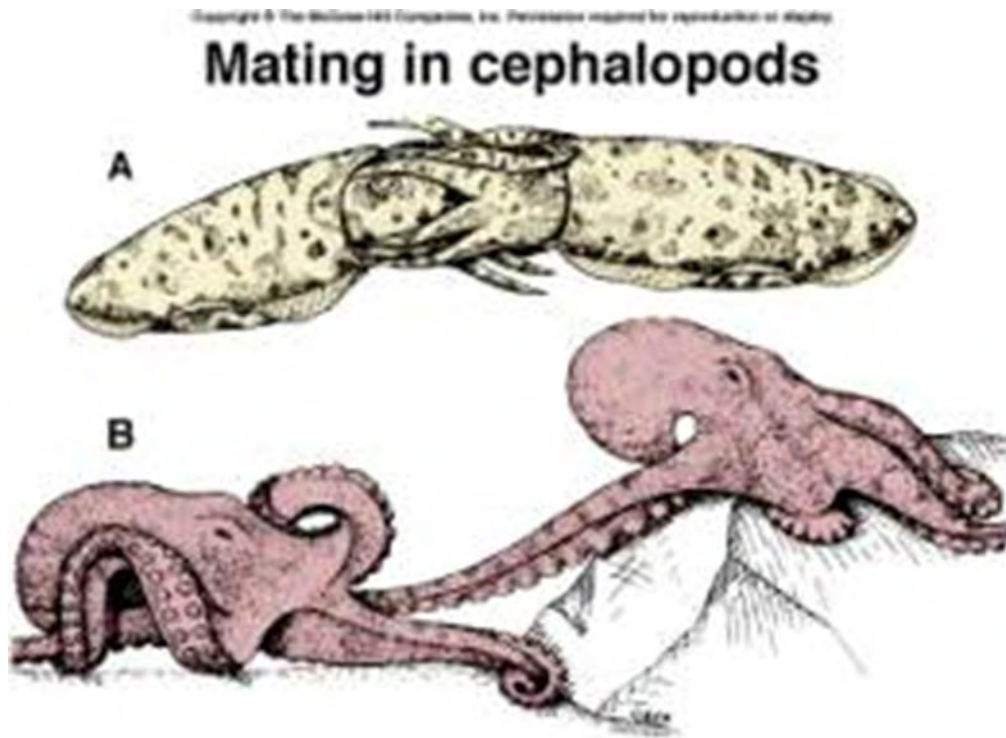
Σχ. 6. Αριστερός ωαγωγός νεαρής θηλυκιάς από τη Νίκαια της Γαλλίας (ραχιαίο μήκος μανδύα 22mm) φυσική θέση, κοιλιακή.

Σχ. 7. Ο ίδιος ωαγωγός αποκομμένος

3. ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΚΑΙ ΣΤΡΑΤΗΓΙΚΕΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

3.1. Κύκλος αναπαραγωγής και ενεργειακό κόστος

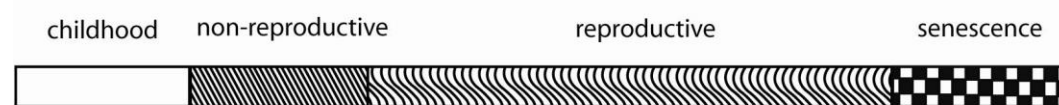
Τα κεφαλόποδα είναι βραχύβια, αναπαράγονται μόνο μία φορά στον πρώτο ή το δεύτερο χρόνο της ζωής τους. Το ζευγάρωμα συνήθως περιλαμβάνει ερωτοτροπία (που συνοδεύεται από πολύπλοκες αλλαγές χρώματος), ακολουθούμενη από μεταφορά σπερματοζωαρίων από το αρσενικό στο θηλυκό μέσω ενός τροποποιημένου βραχίονα που ονομάζεται εξωκοτύλη (Εικ. 7).



Εικόνα 7. Σύζευξη κεφαλόποδων (University of College Cork, 2014)

Η διάρκεια ζωής τους μπορεί να χωριστεί, όπως φαίνεται στην Εικ.8, σε τέσσερις φάσεις, νεαρή ηλικία (childhood), μη αναπαραγωγική ενηλικίωση (non-reproductive), αναπαραγωγική ενηλικίωση (reproductive) και γήρανση (senescence). Σε σύγκριση με τα θηλαστικά διανύουν πολύ μεγαλύτερο μέρος της ζωής τους στο μη αναπαραγωγικό στάδιο της ενηλικίωσης.

Mammalian Model



Cephalopod Model



Εικόνα 8. Διάρκεια των φάσεων ενηλικίωσης της ζωής των κεφαλόποδων ,συγκριτικά με εκείνες των θηλαστικών. (Mather J. , 2006 , International Journal of comparative Physiology)

Κατά τις πρώτες φάσεις δείχνουν αρχικά αυξημένη βραχυπρόθεσμη και στη συνέχεια και μακρο-πρόθεσμη μνήμη, ενώ κατά τη διάρκεια της σύντομης περιόδου γήρανσής τους παρουσιάζουν μια ταχεία μείωση της χωρητικότητας μνήμης και εκφυλισμό του εγκεφάλου (Mather, 2006).

Η αναπαραγωγή απαιτεί υψηλή δαπάνη ενέργειας και από τα δυο φύλα (Franklin *et al.*, 2012), αλλά ιδιαίτερα από τα θηλυκά που παράγουν μεγάλες μάζες αυγών σε ζελατινώδεις θήκες, είτε συνεχόμενα είτε περιοδικά, για αρκετές εβδομάδες ή μήνες.

Τα εξαντλημένα άτομα μετά την αναπαραγωγή είναι αδύναμα και αποτελούν εύκολη λεία για τους θηρευτές τους. Σε πολλά μεσοπελαγικά τευθοειδή μάλιστα έχει παρατηρηθεί βαθμιαία αποδόμηση των ιστών και απώλεια των συλληπτήριων βραχιόνων κατά την γεννητική ωρίμανση των θηλυκών με αποτέλεσμα μετά την ωοτοκία να γίνονται ζελατινώδεις και χάνοντας την πυκνότητα τους να ανεβαίνουν στην επιφάνεια της θάλασσας (Nesis, 1996), όπου καταναλώνονται από τα θαλασσοπούλια και άλλους θηρευτές των επιφανειακών στρωμάτων της θάλασσας. Άλλα είδη, όπως τα χταπόδια, φυλάνε τα αυγά τους μέχρι την εκκόλαψη των μεταπρονυμφών. Μπορούν να τα καθαρίζουν παρέχοντάς τους φρέσκο νερό και να τα υπερασπιστούν ενάντια στους εχθρούς. Το θηλυκό χταπόδι δεν τρέφεται όσο καιρό φυλάει τα αυγά. Συχνά πεθαίνει μετά την εκκόλαψη των απογόνων του, γιατί είναι πολύ αδύναμο για να υπερασπιστεί τον εαυτό του ενάντια στους εχθρούς της.

Εργαστηριακά πειράματα έχουν δείξει ότι η γεννητική ωρίμανση συνδέεται με μια σειρά από φυσιολογικές διαδικασίες που ελέγχονται από ορμόνη του οπτικού αδένος. Τα ωριμάζοντα άτομα επενδύουν περισσότερη ενέργεια στην ανάπτυξη των γονάδων παρά στην αύξηση του σώματος πράγμα που επηρεάζει σε μικρότερο ή μεγαλύτερο βαθμό την περιεκτικότητα των σωματικών ιστών σε πρωτεΐνη και την διατήρηση των μυών (Boyle & Rodhouse, 2005).

3.2. Στρατηγικές Ωοτοκίας

Λόγω του ότι υπάρχουν τόσο ανατομικές όσο και οικολογικές διαφορές μεταξύ των διαφορετικών ειδών των κεφαλοπόδων, έχουν αναπτύξει ένα ευρύ φάσμα αναπαραγωγικών στρατηγικών που χαρακτηρίζεται από υψηλή προσαρμοστική

ευελιξία. Ο καθορισμός μιας συγκεκριμένης αναπαραγωγικής στρατηγικής μπορεί να βασίζεται σε ένα σύνολο διαφορετικών κριτηρίων. Οι Hanlon και Messenger (1996) θεώρησαν ότι εξαρτάται από (i) την ενδόφυλη (intrasexual) επιλογή (π.χ. την τακτική πάλης μεταξύ αρσενικών), (ii) την επιλογή από το άλλο φύλο (sexual) (π.χ. τρόπος επιλογής ή προσέλκυσης του θηλυκού από το αρσενικό), όπως επίσης από (iii) τον τρόπο γονιμοποίησης (π.χ. ανταγωνιστικά σπέρματα) και (iv) το πρότυπο ωοτοκίας (π.χ. σε ένα κύκλο "semelparity" ή σε περισσότερους κύκλους "iteroparity"). Οι Rocha *et al.* (2001) ακολούθησαν αυτό το τελευταίο κριτήριο διακρίνοντας τα παρακάτω πρότυπα ωοτοκίας :

- A. Ωοτοκία σε μία δόση (πρώην semelparity) που την ονομάζουν **"Σύγχρονη τερματική ωοτοκία"**, με ταυτόχρονη ωρίμανση των ωαρίων στην ωοθήκη και εναπόθεση των αυγών σε σύντομο χρονικό διάστημα προς το τέλος του κύκλου ζωής, χωρίς να παρατηρείται ανάπτυξη κάποιας ομάδας ωαρίων κατά τη διάρκεια της περιόδου ωοτοκίας.
- B. Ωοτοκία σε περισσότερες από μία δόσεις (πρώην iteroparity), η οποία μπορεί περαιτέρω να διαχωριστεί σε:
 - i. **Πολυκυκλική ωοτοκία** όταν αυτή πραγματοποιείται σε περισσότερους κύκλους, οι γονάδες αποδομούνται ύστερα από κάθε κύκλο, το άτομο επιζεί και αναπαράγεται τον επόμενο χρόνο ενώ παρατηρείται σωματική αύξηση μεταξύ των κύκλων ωοτοκίας, Το πρότυπο αυτό ακολουθείται από τα Ναυτιλοειή κεφαλόποδα μόνο.
 - ii. **Τμηματική ωοτοκία** που πραγματοποιείται σε ένα κύκλο, με ωρίμανση των ωαρίων και εναπόθεση στο περιβάλλον κατά ομάδες, ενώ η σωματική αύξηση συνεχίζεται ανάμεσα στα "επεισόδια" ωοτοκίας.

- iii. **Σταδιακή τερματική ωοτοκία**, όπως η παραπάνω με τη διαφορά ότι δεν παρατηρείται καμία σωματική αύξηση μεταξύ των παρτίδων αυγών
- iv. **Ασύγχρονη συνεχή ωοτοκία** με ασύγχρονη ωρίμανση των ωαρίων στην ωοθήκη και συνεχή εναπόθεση μικρού αριθμού αυγών κατά τη διάρκεια ζωής της ενηλίκων, χωρίς να σταματά η σωματική αύξηση

3.3. Συμπεριφορά Ζευγαρώματος

Το ζευγάρι συνήθως περιλαμβάνει ερωτοτροπία (που συνοδεύεται από πολύπλοκες αλλαγές χρώματος), ακολουθούμενη από μεταφορά σπερματοζωαρίων από το αρσενικό στο θηλυκό μέσω ενός τροποποιημένου βραχίονα που ονομάζεται εξωκοτύλη (Εικ.7).

Το φαινομενικά απλό πρότυπο ζευγαρώματος των κεφαλόποδων (ένα θηλυκό, ένα αρσενικό) μπορεί να υποστεί κάποιες διαφοροποιήσεις. Σε διάφορα είδη, όπως το καλαμάρι και η σουπιά, έχει παρατηρηθεί ότι εκτός από τον "μόνιμο σύντροφό" τους, όταν αυτός απομακρυνθεί τα θηλυκά γονιμοποιούνται και από "περαστικά" (sneakers) μικρότερα σε μέγεθος αρσενικά .

Επιπλέον έχουν παρατηρηθεί μηχανισμοί ανταγωνισμού σπέρματος με αφαίρεση των σπερμάτων του προηγούμενου αρσενικού από το επόμενο πριν τη γονιμοποίηση ή αφαίρεση κάποιων σπερμάτων από το θηλυκό μετά τη γονιμοποίηση του (Iwata *et al.*,2011).

Στη συνέχεια περιγράφεται με μεγαλύτερη λεπτομέρεια η συμπεριφορά που έχει παρατηρηθεί κατά τη διάρκεια του ζευγαρώματος σε 3 είδη κεφαλοπόδων, υποψήφια για υδατοκαλλιέργεια.

Sepia officinalis (κοινώς σουπιά): Την άνοιξη και το καλοκαίρι, τα θηλυκά και τα αρσενικά μεταναστεύουν σε ρηχά, θερμότερα νερά για να αναπαραχθούν. Δείχνουν περίπλοκες ερωτοτροπίες, όπου τα αρσενικά προσελκύουν θηλυκά μέσα από εντυπωσιακές επιδείξεις χρωματιστών ζωνών, στη συνέχεια κρατούν τους βραχίονες σφιχτά σε ένα σχήμα καλαθιού για να δείξουν το σπέρμα τους (Wood, 1998). Ομοίως, τα θηλυκά εμφανίζουν ομοιόμορφο γκριζό χρώμα όταν είναι έτοιμα να ζευγαρώσουν. Συχνό φαινόμενο αποτελεί η φύλαξη της σύντροφου, στην οποία τα αρσενικά μάχονται μεταξύ τους για να φυλάξουν τα θηλυκά τους (Dive the World, 2013).

Τα αρσενικά αποθέτουν σπερματοφόρα στην περιστοματική μεμβράνη του θηλυκού με τη χρήση της εξωκοτύλης (Εικ. 7 Α). Τα αρσενικά φέρουν έως και 1400 σπερματοφόρα, ενώ τα θηλυκά φέρουν κάπου μεταξύ 150 και 4000 αυγών, ανάλογα με το μέγεθος του σώματος. Το *Sepia officinalis* φτάνει σε σεξουαλική ωριμότητα σε ηλικία 14 έως 18 μηνών. Τα θηλυκά μπορούν να γεννήσουν αρκετές φορές αυγά μέχρι το τέλος της ζωής τους. Ωστόσο, μετά την ωοτοκία, τόσο τα αρσενικά όσο και τα θηλυκά πεθαίνουν (King, 2009).

Τα γονιμοποιημένα αυγά αποθηκεύονται στον ωαγωγό του θηλυκού έως ότου είναι έτοιμα να εξέλθουν. Τα αυγά παράγονται με εναποθέσεις μελάνης (Εικ. 10), για να χρωματιστούν ώστε να καμουφλάρονται και να μην γίνονται αντιληπτά από τους θηρευτές (MarineBio Conservation Society, 2013). Το αρσενικό συνήθως βρίσκεται δίπλα στη σύντρόφό του, ενεργώντας ως προστάτης μέχρι να εναποτεθούν με επιτυχία τα αυγά στον βυθό (Onsoy & Salman, 2003).

Sepioteuthis lessoniana (κοινώς σουπιοκαλάμαρο ή λεσσεπσιανό καλαμάρι για τη Μεσόγειο): Όταν τα σουπιοκαλάμαρα μεγάλου μεγέθους εισέρχονται στην αναπαραγωγική τους φάση, τείνουν να παρουσιάζουν την ίδια συμπεριφορά που εκδηλώνεται όταν εκκολάπτονται για πρώτη φορά. Συγκεντρώνονται σε κοπάδια κατά τη διάρκεια της ημέρας και σκορπίζονται τη νύχτα για αναζήτηση τροφής. Κατά τη διάρκεια του ζευγαρώματος, τα αρσενικά και τα θηλυκά σουπιοκαλάμαρα σχηματίζουν ζευγάρια που μπορεί να διαρκέσουν έως και αρκετές ημέρες. Το ζευγάρι μπορεί να συμβεί με δύο διαφορετικούς τρόπους: σε θέση «κεφάλι με κεφάλι» ή σε "παράλληλη" θέση. Στο ζευγάρι «κεφάλι με κεφάλι», το αρσενικό κολυμπά ανάποδα και βρίσκεται μπροστά από το κεφάλι του θηλυκού, έχοντας ήδη αρκετά σπερματοφόρα στην εξωκοτύλη του, τα οποία προσπαθεί να εναποθέσει στην περιστοματική μεμβράνη του θηλυκού (Εικ.7 Α). Το θηλυκό θα μεταφέρει τότε τα σπερματοφόρα στον ωαγωγό για τη γονιμοποίησή του. Στην "παράλληλη θέση" ζευγαρώματος το αρσενικό και το θηλυκό κολυμπούν δίπλα δίπλα. Το αρσενικό κινείται κάτω από το θηλυκό, πιάνει το θηλυκό από το κάτω μέρος του κεφαλιού του με τα πλοκάμια του και εισάγει την εξωκοτύλη του στην κοιλότητα του μανδύα του θηλυκού, προσκολλώντας τα σπερματοφόρα κοντά στο άνοιγμα του ωαγωγού (Εικ.7 Β) (Sivashanthini *et al.*, 2010)

Στο συγκεκριμένο είδος είναι γνωστές συμπεριφορές αναπαραγωγής, οι οποίες συνδέονται με την εμφάνιση πολύπλοκων σχημάτων στην επιδερμίδα του σώματος κατά τη διάρκεια της σύζευξης. Ένα από τα μοντέλα του σώματος που εμφανίζονται αναφέρεται ως μοτίβο "accentu gonads", το οποίο εμφανίζεται όταν το

σουπιοκαλάμαρο μειώνει τον χρωματισμό του σώματος και ενισχύει τα χρώματα των αναπαραγωγικών οργάνων. Αυτό είναι πιθανόν ένα αρχικό σημάδι αναπαραγωγικής ωριμότητας και δεκτικότητας σε άλλα άτομα. Υπάρχουν επίσης και άλλοι σχηματισμοί που επιτυγχάνονται με ενεργοποίηση των χρωματοφόρων από αρσενικά και θηλυκά κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγής. Το αρσενικό σουπιοκαλάμαρο χρησιμοποιεί ένα μοτίβο "Stripe (=λωρίδα)" και μια απεικόνιση που "τρεμοπαίζει", ενώ τα θηλυκά εμφανίζουν ένα καμουφλάζ γνωστό ως σεξουαλική "Saddle". Το σχέδιο "Stripe", παρόμοιο με το σχέδιο "Zebra" σ' ένα αρσενικό δείχνει ότι είναι πρόθυμο να μοιραστεί τα θηλυκά. Το αρσενικό που δείχνει αυτό το μοτίβο κολυμπάει παράλληλα με το θηλυκό για να αποσπάσει την προσοχή του. Τα θηλυκά ανταποκρίνονται στο μοτίβο "Stripe" με το σεξουαλικό μοτίβο "Saddle", το οποίο δείχνει ότι η θηλυκή είναι ώριμη και έτοιμη για αναπαραγωγή. Είναι γνωστή ως η "Saddle (=σέλλα)" επειδή το θηλυκό φωτίζει ολόκληρο το σώμα του εκτός από μια κεντρική ζώνη όπου το αρσενικό αρπάζει το θηλυκό για ζευγάρωμα. Το αρσενικό στη συνέχεια δηλώνει την πρόθεσή του να περάσει σπερματοφόρα στο θηλυκό με ένα μοτίβο χρωματοφόρου, το "Flicker (=τρεμοσβήσιμο)" (Wada *et al.*, 2005).

Πριν από το ζευγάρωμα, το αρσενικό σουπιοκαλάμαρο μπορεί να γίνει επιθετικό και να ανταγωνιστεί άλλα αρσενικά χρησιμοποιώντας συγκεκριμένα μοτίβα και στάσεις του σώματος για να καθορίσουν ποιος θα ζευγαρώσει με τα ώριμα θηλυκά. Τα αρσενικά εμφανίζουν παραλλαγές χρωμάτων για να αποτρέψουν ή να ανταγωνιστούν άλλα αρσενικά. Το μοτίβο "Zebra" χαρακτηρίζεται από την παρουσία ακανόνιστων σκοτεινών λωρίδων στο δέρμα των καλαμαριών και είναι αναγνωριστική σε σχέση με άλλα αρσενικά, τα οποία τους προστατεύουν από την αναπαραγωγή με ζευγαρωμένα θηλυκά. Τα μη αναπαραγόμενα αρσενικά μιμούνται επίσης μερικές φορές τις έγχρωμες

απεικονίσεις των ζευγαρωμένων θηλυκών, για να αποκτήσουν ένα ζευγαρωμένο αρσενικό για να χάσουν τα σπερματοφόρα. Τα αρσενικά προστατεύουν τον σύντροφό τους ενώ εναποθέτει τα αυγά της, επιδεικνύοντας επιπρόσθετες αγωνιστικές συμπεριφορές για να αποκρούσουν άλλα αρσενικά. Αυτά τα καμουφλάζ αφορούν τόσο την τοποθέτηση του σώματος, όπως την εξάπλωση των βραχιόνων ώστε να φαίνονται μεγαλύτερα, και απεικονίσεις μέσω χρωματοφόρων. Το αρσενικό συνήθως φεύγει όταν το θηλυκό έχει γεννήσει (Ikeda *et al.*, 2009).

Το σουπιοκαλάμαρο μπορεί να παράγει αυγά καθ' όλη τη διάρκεια του έτους, όμως η έναρξη της εκτεταμένης σε διάρκεια περιόδου ωοτοκίας μπορεί να διαφέρει ανάλογα με την τοποθεσία, λόγω της αποφυγής των πολύ θερμών νερών κατά την περίοδο αναπαραγωγής. Έτσι, σε θερμότερα νερά, όπως στην Ινδία, η ωοτοκία μπορεί να ξεκινήσει τον Ιανουάριο, ενώ στα πιο δροσερά νερά κοντά στην Ιαπωνία, η ωοτοκία μπορεί να ξεκινήσει από το Σεπτέμβριο. Τα θηλυκά μπορούν να απελευθερώσουν 20 έως 1180 αυγά ανά άτομο, σε κάψουλες αυγών που περιέχουν έως και 13 αυγά το καθένα. Αυτές οι κάψουλες τοποθετούνται σε μονόκλωνους κλώνους σε βράχια, κοράλλια, φυτά, βυθισμένα κλαδιά και άλλες επιφάνειες κατά μήκος των ακτών. Μόλις το θηλυκό τοποθετήσει τα αυγά του, το σώμα του συνήθως αποδυναμώνεται και πεθαίνει πριν να μπορέσει να επανέλθει, αλλά ένα αρσενικό μπορεί συνήθως να ζευγαρώσει με αρκετά περισσότερα θηλυκά πριν πεθάνει. Η σεξουαλική ωριμότητα στο φυσικό περιβάλλον επιτυγχάνεται, κατά μέσο όρο, 171 ημέρες μετά την εκκόλαψη, αλλά αυτό μπορεί να κυμαίνεται από 161 έως 315 ημέρες. Σε αιχμαλωτισμένους πληθυσμούς, εκτρεφόμενους σε συνθήκες αιχμαλωσίας τα αρσενικά έφθασαν σε σεξουαλική ωρίμανση περίπου 140 ημέρες μετά την εκκόλαψη, ενώ τα θηλυκά άρχισαν να γεννούν όταν ήταν ηλικίας 156 έως 196 ημερών. Τόσο τα αρσενικά όσο και τα θηλυκά ωριμάζουν νωρίτερα σε συνθήκες αιχμαλωσίας απ' ό,τι στο φυσικό περιβάλλον.

Η πρόοδος της σεξουαλικής ωρίμανσης διακρίνεται μόνο από το μέγεθος και τη στενή εξέταση, καθώς οι νεαροί μοιάζουν πολύ με τους ενήλικες (Jereb & Roper, 2006).

Octopus vulgaris (χταπόδι): Κατά τη διάρκεια του ζευγαρώματος, το αρσενικό πλησιάζει το θηλυκό και περιμένει μέχρι να γίνει αποδεκτό (στην αρχικά το θηλυκό απωθεί το αρσενικό). Στη συνέχεια το αρσενικό εισάγει την εξωκοτύλη στην κοιλότητα του μανδύα για να τοποθετήσει τα σπερματοφόρα (Εικ. 7 Β). Η σύζευξη μπορεί να διαρκέσει αρκετές ώρες. Το ίδιο ζευγάρι συχνά επαναλαμβάνει το ζευγάρωμα για περίπου μια εβδομάδα, ενώ και τα δύο φύλα μπορεί παράλληλα να ζευγαρώνουν και με άλλα άτομα. Το ζευγάρωμα συμβαίνει συχνά όταν τα θηλυκά είναι ανώριμα. Μόνο τα θηλυκά που είναι έτοιμα να γεννήσουν αυγά απομακρύνουν τα αρσενικά.

Τα θηλυκά γίνονται ανήσυχα και ψάχνουν για ένα προστατευμένο μέρος όπου μπορούν να εναποθέσουν και να παρακολουθούν τα αυγά τους ανενόχλητα. Τα σπερματοφόρα τοποθετούνται στους ωαγωγούς. Η γονιμοποίηση των ώριμων ωαρίων λαμβάνει χώρα στους λευκωματογόνους αδένες, καθώς αυτά περνούν μέσα από τους ωαγωγούς. Εκκρίσεις από τους λευκωματογόνους αδένες, χρησιμοποιούνται για να συγκολλήσουν τα γονιμοποιημένα αυγά σχηματίζοντας συστάδες που θα τις προσαρτήσουν σε ένα υπόστρωμα ώστε να κρέμονται σαν τσαμπιά από σταφύλια (Εικ.9).

Τα αυγά τοποθετούνται σε ρηχά νερά. Είναι πάντοτε προσκολλημένα με ένα υπόστρωμα. Στις βραχώδεις ακτές, τα θηλυκά βρίσκουν μια τρύπα, μια ρωγμή ή ένα προστατευμένο μέρος το λεγόμενο "θαλάμι" και συχνά προστατεύουν τις φωλιές τους με κοχύλια, πέτρες και άλλα στερεά αντικείμενα που συγκεντρώνουν. Οι κοραλλιογενείς ύφαλοι παρέχουν κατάλληλο καταφύγιο. Σε αμμώδη ή λασπώδη

πυθμένα, τα αυγά τοποθετούνται σε άδεια κελύφη μαλακίων ή σε τεχνητά αντικείμενα όπως κονσέρβες, μπουκάλια, ελαστικά και μπότες. Σε τροπικά και υποτροπικά ύδατα, τα αυγά τοποθετούνται καθ' όλη τη διάρκεια του έτους. Ο συνολικός αριθμός των αυγών που διατίθενται από μια θηλυκή κυμαίνεται από 100.000 έως 500.000. Μετά την τοποθέτηση των αυγών, το θηλυκό αφήνει σπάνια τη μάζα των αυγών απροστάτευτη. Συνήθως δεν τρέφεται καθ' όλη τη διάρκεια της ωοτοκίας και μέχρι την εκκόλαψη των αυγών, η οποία μπορεί να διαρκέσει 4-5 μήνες σε χαμηλές θερμοκρασίες. Η φροντίδα των αυγών περιλαμβάνει τον καθαρισμό τους με τις άκρες των βραχιόνων και εκτινάσσοντας προς αυτά πίδακες νερού με τον σίφωνα. Οι εισβολείς, συμπεριλαμβανομένης και της πιθανής λείας, απομακρύνονται, αν και τα καβούρια που παραμένουν κατά τη διάρκεια της νύχτας ενδέχεται να καταναλωθούν περιστασιακά από το θηλυκό. Κατά κανόνα, τα θηλυκά πεθαίνουν λίγο μετά την εκκόλαψη των τελευταίων εμβρύων, αφού χάσουν το ένα τρίτο του βάρους τους πριν από την αναπαραγωγή τους (University of Michigan, 2013)

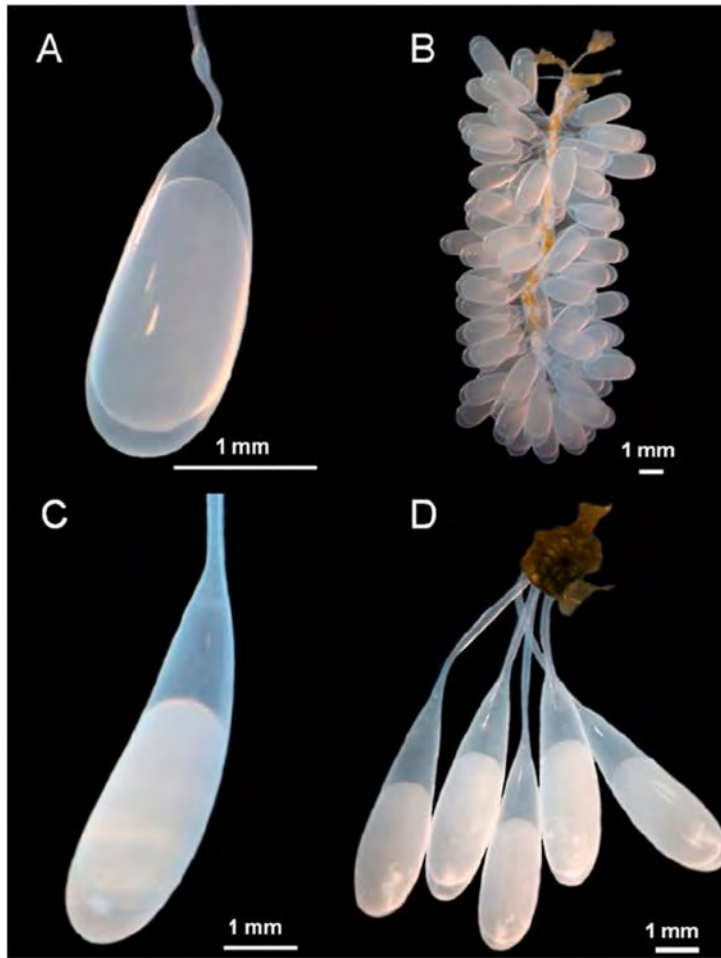
4.ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΓΑΜΕΤΩΝ ΚΑΙ ΓΟΝΙΜΟΠΟΙΗΣΗ ΣΕ ΕΠΙΠΕΔΟ ΚΥΤΤΑΡΟΥ

4.1 Ωογένεση

Τα ωοκύτταρα που παράγουν τα θηλυκά δημιουργούνται από βλαστοκύτταρα του επιθήλιου της ωοθήκης, κατά την διάρκεια της εμβρυϊκού σταδίου. Η Ανάπτυξη των ωοκυττάρων γίνεται σε 3 στάδια (Πίν. 5). Κατά το στάδιο I τα ωοκύτταρα είναι πολύ μικρά και συνδέονται με ένα κοντό μίσχο στον κεντρικό βλαστικό επιθήλιο (με μορφή αγωγού) της ωοθήκης, ενώ στο στάδιο II επιθηλιακά πεπλατυσμένα κύτταρα καλύπτουν την επιφάνεια του ωοκυττάρου σχηματίζοντας το "συγκύτιο" το οποίο επειδή αναπτύσσεται πιο γρήγορα από το ωοκύτταρο εισβάλλει στο κυτόπλασμα δημιουργώντας πτυχώσεις και προσδίδοντας στην επιφάνεια του ωοκυττάρου μια ριγέ ή δικτυωτή εμφάνιση. Στο στάδιο III το συγκύτιο σχηματίζει διακλαδώσεις μέσα στο κυτόπλασμα και εκκρίνει τη λέκιθο, ενώ το ωάριο (ωοκύτταρο+συγκύτιο) αυξάνεται σε όγκο. Όταν ολοκληρωθεί η συγκέντρωση της λεκίθου, το συγκύτιο αποδομείται και σχηματίζεται το χόριο. Κατά την πλήρη ωρίμανση, των ωαρίων, ο σχηματισμός του χορίου έχει ολοκληρωθεί και τα ωάρια τότε αποκόπτονται από τον μίσχο που τα συνδέει στο βλαστικό επιθήλιο, και ξεκολλώντας από τα διπλανά ωάρια ελευθερώνονται στο γεννητικό κοίλωμα. Στη συνέχεια στα μεν Τευθοειδή μεταφέρονται στους αγωγούς, στα δε Σηπιοειδή και Οκτώποδα συσσωρεύονται στο γεννητικό κοίλωμα μέχρι τη στιγμή της ωοτοκίας και τότε μόνο διέρχονται από τους αγωγούς (Arkhipkin 1992). Οι αγωγοί είναι δομημένοι κατά ζεύγη στα θράψαλα

(Ommastrephidae) και τα μη θυλακοφόρα (incirrate) Οκτώποδα, ενώ στα Σηπιοειδή, τα Μυοψιγή (myopsid) Τευθοειδή όπως τα καλαμάρια (*Loligo*) και τα θυλακοφόρα (cirrate) Οκτώποδα αναπτύσσεται μόνο ένας. Κατά την διάρκεια της ωοτοκίας τα ώριμα ωάρια διέρχονται μέσα από τους λευκωματογόνους αδένες, που βρίσκονται στην έξοδο των ωαγωγών.

Εδώ θα πρέπει να σημειωθεί ότι υπάρχουν διαφοροποιήσεις στη λειτουργία των λευκωματογόνων και αδένων μεταξύ των διαφορετικών Τάξεων των κεφαλοπόδων. Έτσι ενώ οι λευκωματογόνοι αδένες των Οκτωπόδων εκκρίνουν μία συγκολλητική ρητίνη, αυτοί των Τευθοειδών και των Σηπιοειδών εκκρίνουν μία βλεννώδη ουσία που σχηματίζει το δεύτερο, μετά το χόριο, περίβλημα των ωαρίων. Οι ωοκολλαγόνοι (nidamental) αδένες στα μεν Σηπιοειδή εκκρίνουν ένα επιπλέον περίβλημα των ωαρίων που μετατρέπεται σε σκληρή κάψουλα, στα δε Τευθοειδή μία ζελατινώδη μάζα (Arkhipkin, 1992). Η ωογένεση, έχει μελετηθεί μέχρι σήμερα σε ορισμένα είδη όπως το καλαμάρι *Loligo vulgaris reynaudi* (Sauer & Lipiński, 2010), διάφορα είδη θράψαλων (Takahashi, 1978) και χταπόδια.



Εικόνα 9. Κάψουλες αυγών και συστάδες αυγών των: A, B, *Octopus huttoni* . και C, D, *Pinnoctopus cordiformis* (Carrasco S., 2014)

Πίνακας 4. Αριθμός των αυγών (γονιμότητα) και μέγεθος αυγών σε διάφορα είδη σηπιοειδών, καμαριών, χταποδιών και θραυγάλων σύμφωνα με μετρήσεις μετά την εναπόθεση (E) ή μέσα στην ωοθήκη (Ω) (Boyle & Rodhouse, 2005)

Είδη	Αριθμός αυγών (κατά προσέγγιση)	Μεγεθος αυγού (mm)
Σηπιοειδή (σουπιές)		
<i>Sepia officinalis</i>	500 (E)	1,2 x 3,0
<i>Sepiolo robusta</i>	35-54(E)	3,5 x 4,5*

<i>Euprymna scolopes</i>	300(E)	4,0 x 5,0*
<i>Sepietta oweniana</i>	<160 (E)	
Καλαμάρια		
<i>Loligo opalescus</i>	<4.250 (E)	1,6 x 2,5
<i>Loligo pealei</i>	3.500-6.000 (Ω) 21.00-53.00 (E)	1,0 x 1,6
<i>Loligo vulgaris</i>	<7.000(E)	2,2 x 2,7
Θράψαλα		
<i>Illex illecebrosus</i>	<100.000 (E)	0,8 x 1,0
<i>Todarodes pacificus</i>	320.000-470.000 (Ω)	0,7 x 0,8
<i>Dasidicus gigas</i>	<650.000 (Ω)	0,9 x 1,1
Χταπόδια		
<i>Octopus briareus</i>	200-500, <955 (E)	5,0 x 14,0
<i>Octopus cyanea</i>	<700.000 (E)	<3,00 μήκος
<i>Octopus dofleini</i>	18.000- 70.000 (E)	<8,0 μήκος
<i>Octopus joubini</i>	<321 (E)	4,0 x 8,0
<i>Octopus maya</i>	3.000-5.000	3,9 x 11,0
<i>Octopus tetricus</i>	<15.000 (E) <700.000 (Ω)	0,9 x 2,4
<i>Octopus vulgaris</i>	100.00-500.000 (E)	1,0 x 2,0
<i>Eledone cirrhosa</i>	2.000-54.000 (Ω)	2,5 x 7,5
<i>Eledone moschata</i>	100-500 (E)	5,0 x 16,0
<i>Bathypolypus articus</i>	20-80 (E)	6,0 x 14,0

Πίνακας 5. Μικροσκοπικά χαρακτηριστικά της ανάπτυξης των αυγών στο ωάριον του οκτάποδου *Eledone cirrhosa* κατά την διαδικασία της λεκιθογένεσης

RER : rough endoplasmatic reticulum (αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο) ,GSI: gonado-somatic index (γοναδοσωματικός δείκτης),(Boyle & Rodhouse,2005)

Στάδιο ωρίμανσης ωοθήκης	Διάμετρος αυγού - Στάδιο ωογένεσης						
	<1 mm	1-2 mm	2-3 mm		3-4 mm	4-5 mm	5-6 mm
	(I)	(II)	(II)	(III)	(III)	(III)	(III)
περιλεκιθικό GSI <1 %	κυβοειδή κύτταρα θηλακίου, μικρό RER , μερικά λιπίδια	κυβοειδή κύτταρα θηλακίου, μικρό RER , αύξηση λιπιδίων					
πρώιμο λεκιθικό GSI: 2-4%	κυβοειδή κύτταρα θηλακίου, μικρό RER , μερικά λιπίδια	κυβοειδή κύτταρα θηλακίου, μικρό RER , αύξηση λιπιδίων	κύτταρα θηλακίου πιο κιονοειδή, στενά συσκευασμένα , αύξηση RER και λιπιδίων, συσσώρευση κρόκου στην ωοκύτταρο		κύτταρα θηλακίου κιονοειδή διευρυμένα , αύξηση συσσώρευσης κρόκου , εμφάνιση χορίου		
ώριμο λεκιθικό GSI ~8%		υποτυπώδη κύτταρα θηλακίου, εκφυλισμένο ωοκύτταρο, τριγωνικά αυγά σε τμήματα		εκφυλισμένα κύτταρα θηλακίου, συσσωρεύωση πυκνωτικών πυρήνων	κύτταρα θηλακίου κιονοειδή διευρυμένα , αύξηση συσσώρευσης κρόκου , εμφάνιση χορίου	κύτταρα θηλακίου κιονοειδή διευρυμένα , αύξηση συσσώρευσης κρόκου , εμφάνιση χορίου	υποχώρηση επιθηλίου των κυττάρων θηλακίου , ολοκλήρωση συσσώρευσης κρόκου , σχηματισμός χορίου

4.2. Σπερμιογένεση

Τα σπερματοζωάρια παράγονται στο μονήρη όρχη των αρσενικών κεφαλοπόδων. Η σπερμιογένεση, όπως και η ωογένεση, έχει 3 στάδια:

- A) τη δημιουργία του σπέρματοζωαρίου από τα σπερματογόνια (βλαστοκύτταρα του όρχη) ,
- B) την ανάπτυξη και
- Γ) την ωρίμανση.

Τα ώριμα σπερματοζωάρια διέρχονται από τον σπερματογωγό, όπου σχηματίζονται οι κυλινδρικής μορφής σπερματοθήκες, οι οποίες στη συνέχεια αποθηκεύονται σε δέσμες στον σπερματοφόρο σάκο (Needham's sac). Κάθε σπερματοφόρος αποτελείται από μία μάζα σπέρματος τυλιγμένη σφιχτά μαζί με ένα εξάρτημα εκσπερμάτωσης σε ένα χιτώνα. Στα ώριμα αρσενικά ο σπερματοφόρος σάκος είναι γεμάτος με μία ή περισσότερες δέσμες σπερματοφόρων. Κατά την αναπαραγωγή ανοίγει το άκρο του σπερματοφόρου σάκου, απ' όπου αντλούνται οι σπερματοθήκες για να μεταφερθούν με τη βοήθεια της εξωκοτύλης στα θηλυκά.

4.3. Γονιμοποίηση ωαρίων και προετοιμασία για εναπόθεση

Οι τρόπος αποθήκευσης των σπερματοθηκών στο σώμα των θηλυκών εξαρτάται από το είδος. Ορισμένες φορές, εμφυτεύονται στην εσωτερική επιφάνεια του μανδύα, όπως γίνεται και στο θράψαλο *Illex coindetii*, ή στη βάση του κεφαλιού όπως στα είδη της υπο-οικογένειας Rossinae (Λευκαδίτου 2006, Hoving 2009) άλλοτε σε ειδικούς υποδοχείς της περιστοματικής μεμβράνης των θηλυκών όπως στο καλαμάρι και τη

σουπιά (Hanlon et al. 1999, 2002). Στα χταπόδια οι σπερματοθήκες αποθηκεύονται στους λευκωματογόνους αδένες (De Lisa, 2013) στους μοσχιούς μέσα στο γεννητικό κοίλωμα υπό μορφή σπερματοσωμάτων (spermatangia) (Boyle & Rodhouse, 2005), ενώ στα είδη της υποοικογένειας *Sepiolinae* στις πτυχώσεις της συζευκτικής σάλπιγγας.

Στα δεκάποδα κεφαλόποδα, δηλαδή τα Τευθοειδή και τα Σηπιοειδή, τα ωάρια γονιμοποιούνται είτε κατά την στιγμή που περιβάλλονται από την ωαλβουμίνη είτε αργότερα, αρκεί το περίβλημά τους να παραμένει μαλακό για να είναι διαπερατό από τα σπερματοζωάρια, ακόμα και σε εκείνα τα είδη που τα αυγά περικλείονται από ένα πρόσθετο εξωτερικό στρώμα περιβλήματος το οποίο μετά γίνεται αρκετά σκληρό. Στα Οκτώποδα όμως τα ωάρια περιβάλλονται μόνο από χόριο και η γονιμοποίησή τους γίνεται είτε στο γεννητικό κοίλωμα είτε κατά τη διέλευσή τους από τους λευκωματογόνους αδένες των ωαγωγών, σε ορισμένα μάλιστα είδη όπως το *Ocythoe tuberculata* τα αυγά αναπτύσσονται μέχρι την εκκόλαψή τους στους ωαγωγούς.

Τα θηλυκά άτομα περιβάλλουν τα ώριμα ωάρια με ζελατινώδη ωαλβουμίνη σχηματίζοντας τσαμπιά ή συσσωματώματα, από λίγα μέχρι εκατοντάδες αυγά. Η σουπιά και το χταπόδι εναποθέτουν τα αυγά τους ένα-ένα στο υπόστρωμα. Στα Τευθοειδή, με εξαίρεση τα Enopteuthidae, συσσωματώματα των αυγών έχουν πολύπλοκη δομή.

5. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΥΠΟ ΕΛΕΓΧΟΜΕΝΕΣ ΣΥΝΘΗΚΕΣ

Η μελέτη των ζωντανών κεφαλόποδων υπό ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες έχει παράσχει σημαντικές επιστημονικές πληροφορίες για την κατανόηση του κύκλου ζωής τους, που χωρίς αυτή θα ήταν δύσκολο να επιτευχθούν. Αυτή η πειραματική προσέγγιση έχει διευκολύνει τη χρήση τους ως είδη μοντέλων στη νευροβιολογία και τη συμπεριφορά, καθώς έχει θέσει και τη βάση για την πιλοτική εμπορική υδατοκαλλιέργεια κάποιων ειδών. Από την αρχή της εκτροφής κεφαλόποδων, νέα είδη έχουν προστεθεί στον κατάλογο των κεφαλόποδων που διατηρούνται, εκτρέφονται ή καλλιεργούνται σε ελεγχόμενες συνθήκες. Η πειραματική και πιλοτική εκτροφή ενός αριθμού κεφαλόποδων έχει διερευνηθεί για διαφορετικούς ερευνητικούς σκοπούς και με διαφορετικούς βαθμούς επιτυχίας (Villanueva *et al.*, 2014).

Αυγά και ενήλικες είναι ανθεκτικά στο χειρισμό και είναι σε θέση να αντέξουν την μεταφορά σε άλλες εγκαταστάσεις, αν είναι σωστά συσκευασμένα. Αυτά είναι μόνο μερικά από τα γενικά χαρακτηριστικά που τα καθιστούν εξαιρετικά υποψήφια ως πειραματόζωα σε εργαστήρια, καθώς και για εμπορική εκτροφή.

Η εναρκτήρια κατάσταση για την εκτροφή οποιοδήποτε είδους δίνεται από την αναπαραγωγή ενός γεννήτορα. Με την παραγωγή γονιμοποιημένων αυγών, τα γονικά άτομα σχηματίζουν μια πιθανή P γενιά για ελπιδοφόρα συνέχιση, διαδοχικές γενιές απογόνων (F1, F2, F3...). Μεταγενέστερη αναπαραγωγή από λίγα άτομα που εμφανίζονται στο πείραμα εκτροφής μπορεί να είναι επαρκής για μερικές γενιές αλλά αργά ή γρήγορα η ενδογαμία μπορεί να επιφέρει αρνητικές επιπτώσεις (Andrade *et. al.*, 2012). Αυτό καθιστά αναγκαίο τον συχνό εμπλουτισμό με γεννήτορες άγριων πληθυσμών.

Για περαιτέρω έρευνα για την περιγραφή των μεθόδων και την καθιέρωση πρωτοκόλλων για την επιτάχυνση ή την επιβράδυνση της αναπαραγωγής είναι απαραίτητη η συλλογή των μαζών αυγών.

Οι μάζες των αυγών λαμβάνονται με:

- (α) αυθόρμητη ωοτοκία των γεννητόρων,
- (β) τα αυγά συλλέγονται από το πεδίο και
- (γ) in vitro γονιμοποίηση.



Εικόνα 10. Θηλυκό *Sepia inermis* εναποθέτοντας τα αυγά σε τεχνητό υπόστρωμα (Iglesias *et al.*, 2014 , σελ. 228)

Όταν ζωντανοί γεννήτορες (ή μάζες αυγών με ζωντανά έμβρυα) δεν είναι διαθέσιμοι, μια εναλλακτική μέθοδος έναρξης καλλιέργειας, μπορεί να αποτελέσει η συλλογή ωαρίων και σπερματοζωαρίων από πρόσφατα αλιευμένα, ώριμα άτομα, ακολουθούμενη από την in vitro γονιμοποίηση. Μια ουσιώδης συνθήκη για φυσιολογική ανάπτυξη αυτών των εμβρύων, είναι η προετοιμασία ενός ζελατινώδους

στρώματος ωοθυλακίου όπου θα ενσωματωθούν τα αυγά (Ikeda *et al.*, 1993). Αυτό επιτρέπει την διαστολή της χωρικής μεμβράνης, έτσι εξασφαλίζεται ο απαραίτητος χώρος για την ανάπτυξη του εμβρύου. Αυτή η μέθοδος επέτρεψε την γονιμοποίηση 12 ωκεάνιων καλαμαριών (Villanueva *et al.*, 2012) αντίθετα με τις δυσκολίες που συνεπάγεται η απόκτηση αυγών από την αναπαραγωγή σε αιχμαλωσία του ωκεάνιου καλαμαριού (*Todarodes pacificus*) που φυλάσσεται σε ενυδρεία (Bower & Shakurai, 1996)

Πίνακας 6. Φυσικοχημικές παράμετροι υδάτων των πιο εμπορικών ειδών (κυρίως αφορούν την διαβίωση των θηλυκών ατόμων και την εκκόλαψη).

A.Σ.Ε: Ανοιχτά Συστήματα Εκτροφής, Κ.Σ.Ε.Χ.: Κλειστά Συστήματα Εύκρατων Χωρών, Κ.Σ.Ε.: Κλειστά Συστήματα Εκτροφής, Θ.Τ.Ν.: Θαλάσσια Τροπικά Νερά

Είδος	<i>Sepia officinalis</i>	<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	<i>Octopus maya</i>	<i>Octopus vulgaris</i>
Θερμοκρασία (T)	10°C-30°C (κάτω των 10 δεν θρέφονται) Συνθήκες αιχμαλωσίας: εκκολάπτεται στους 30°C Σε σύστημα λιμνοθάλασσας : 27±3°C το καλοκαίρι	Στην φύση :15-30, σε Συνθήκες αιχμαλωσίας : 20-30 Α.Σ.Ε: 24-26 °C Θ.Τ.Ν :20-30°C(28 °C συνήθως) Ν.Ε.Χ: στους 27°C αυξάνεται 10 g σε 45 μέρες, Για να επιβιώσουν τα έμβρυα: 23-24 °C Κ.Σ.Ε.Χ.: 21-26 °C	>28 °C για να γεννήσουν τα θυληκά και 24-26 °C για να επιβιώσουν τα έμβρυα.	14 -25°C (στις υψηλές θερμοκρασίες τοποθετούνται οι προνύμφες)
Αλατότητα (PSU)	Μεσόγειο: 27 ΒΔ Ατλαντικός: 16-20 PSU σε Συνθήκες αιχμαλωσίας: 37±3	Θ.Τ.Ν:30-33 Για την έκκολαψη :22-37 Κ.Σ.Ε.: 35/8 ±1.2	>32 για την εκκόλαψη	32-35
Ph	-	Θ.Τ.Ν.:6.0-8.0 (εκκόλαψη) , Κ.Σ.Ε.:7.9-8.2	>8	-
Διαλυμένο O ₂	-	Θ.Τ.Ν.:0.08 mg/L (εκκόλαψη)	>5 mg/L	εξαρτάται από την θερμοκρασία, 6-8 mg/L χωρίς να πέφτει κάτω από 4 mg/L
Αμμωνία	-	Θ.Τ.Ν.:<0.06 mg/L (εκκόλαψη) , , Κ.Σ.Ε. : 4.7 ± 1.7 mg/L	-	-
Πηγή	Guerra , 2006	Iglesias <i>et al.</i> , 2014	Iglesias <i>et al.</i> , 2014	Iglesias <i>et al.</i> , 2007

6. ΣΥΖΗΤΗΣΗ ΚΑΙ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Πειράματα και πιλοτικές καλλιέργειες των ειδών των κεφαλόποδων έχουν εντοπίσει τα κύρια χαρακτηριστικά τους και τα προβλήματα προς επίλυση πριν από την ανάπτυξη της υδατοκαλλιέργειας τους. Σε αυτό το σημείο, θα πρέπει να σημειωθεί ότι η καλλιέργεια κεφαλόποδων είναι ακόμα στα σπάργανα σε σχέση με την εκτροφή ιχθύων (Wood *et al.*, 2000). Για το λόγο αυτό, σχεδόν όλες οι ζωοτεχνικές πλευρές εξακολουθούν να χρειάζονται βελτίωση και έρευνα. Ωστόσο, έχουν εντοπιστεί σημεία που χρειάζονται επείγουσα έρευνα στην εκτροφή κεφαλόποδων και είναι συνδεδεμένα με την ανάπτυξη της παραγωγής τεχνητών τροφών και με τον έλεγχο της αναπαραγωγής.

Η αναπαραγωγή σε αιχμαλωσία χρειάζεται διεπιστημονικές μελέτες, την ενσωμάτωση των θεωρητικών γνώσεων στις πειραματικές μεθόδους ώστε να κατανοήσουμε το βαθμό επίδρασης των διαφόρων παραγόντων

Οι ερευνητές από όλο τον κόσμο έχουν συμβάλει στην εκτεταμένη γνώση, που περιλαμβάνει πληροφορίες σχετικά με την υπάρχουσα τεχνολογία καλλιέργειας ναυτίλων. Τα έξι είδη σηπιοειδών (*Sepia officinalis*, *Sepia pharaonis*, *Sepiella inermis*, *Sepiella japonica*, *Euprymna hyllebergi* και *Euprymna tasmanica*), τρία είδη καλαμαριών (*Loligo vulgaris*, *Doryteuthis opalescens* και *Sepioteuthis lessoniana*) και επτά είδη χταποδιών (*Amphioctopus aigina*, *Enteroctopus megalocyathus*, *Octopus maya*, *Octopus mimus*, *Octopus vulgaris* και *Robsonella fontaniana*) έχουν μελετηθεί εκτεταμένα καθώς παρουσιάζουν ενδιαφέρον για υδατοκαλλιέργεια λόγω της εμπορικής τους αξίας.

Ωστόσο, φαίνεται να πραγματοποιείται μόνο η καλλιέργεια λίγων ειδών, που έχουν χρησιμοποιηθεί ως είδη-στόχοι από ερευνητικά εργαστήρια σε διάφορες χώρες και για τα οποία έχει αποκτηθεί σημαντική επιστημονική γνώση, όπως είναι *S.officinalis*, *S.lessoniana*, *O.maya* και *O.vulgaris*. Τα είδη αυτά έχουν αποκτήσει την ιδιότητα των μοντέλων για την καλλιέργεια κεφαλόποδων και χρησιμοποιούνται όχι μόνο ως προτιμητέα υποψήφια είδη για υδατοκαλλιέργεια, αλλά και ως μοντέλα εκτρεφόμενων κεφαλόποδων σε άλλους τομείς έρευνας, όπως η νευροβιολογία (Tricarico *et al.*,2011). Οι πρόοδοι στην τεχνολογία εκτροφής των κεφαλοπόδων που αποκτήθηκε μέσα από τα είδη αυτά εφαρμόζονται και σε άλλα συγγενικά είδη σουπιών, καλαμαριών και χταποδιών, τα οποία κατανέμονται κυρίως στα παράκτια ύδατα (με εξαίρεση τους ναυτίλους).

Η επιλογή αυτών των ειδών σαν μοντέλα για την εκτροφή κεφαλόποδων και η συγκέντρωση της προσπάθειας των ερευνητών σχεδόν απ' όλο τον κόσμο συνέβαλε στη σημερινή γνώση της καλλιέργειας των κεφαλόποδων και τον εντοπισμό των κύριων αιτιών που αποτελούν εμπόδια για την υλοποίησή της σε εμπορικό επίπεδο, προς τα οποία πρέπει να κατευθυνθεί περαιτέρω έρευνα (Vidal *et al.*,2014). Αυτά τα τέσσερα είδη έχουν ένα βιοχημικό προφίλ κοινό με τα περισσότερα παράκτια κεφαλόποδα. Είναι πολύ πλούσια σε πρωτεΐνες και βασικά αμινοξέα, αλλά έχουν χαμηλή περιεκτικότητα σε υδατάνθρακες και περιεχόμενο λιπιδίων. Σε γενικές γραμμές, αυτή η σύνθεση είναι συνδεδεμένη με διατροφικές συνήθειες σε ορισμένες περιοχές του κόσμου, όπου η κατανάλωσή τους είναι μέρος μιας ισορροπημένης διατροφής και των πολιτιστικών συνηθειών. Αυτό ισχύει ιδιαίτερα σε χώρες της λεκάνης της Μεσογείου, του Κόλπου του Μεξικού και της Ασίας, όπου αυτά τα τέσσερα είδη εμφανίζουν υψηλό εμπορικό ενδιαφέρον και ιστορικά έχουν καθιερωθεί κανάλια αγοράς τους από τη βιομηχανία της αλιείας (FAO,2015) .

Ζυγίζοντας τα υπέρ και τα κατά των υποψήφιων ειδών για εκτροφή, θα πρέπει να θυμόμαστε ότι η συμπεριφορά αναπαραγωγής και τα σχετικά χαρακτηριστικά της ανατομίας και μορφολογίας (Budelmann *et al.*, 1997) ποικίλλουν εξαιρετικά ανάμεσα στις συστηματικές ομάδες των κεφαλόποδων, ιδίως σε σχέση με την εν δυνάμει οικολογική τους προσαρμογή και τον τρόπο ζωής τους.

Από βιολογική άποψη, είναι πιο λογικό να πραγματοποιηθεί επιτυχής εκτροφή κάποιου από αυτά τα τέσσερα είδη, επειδή εμφανίζουν ταχεία ανάπτυξη, υψηλά ποσοστά επιβίωσης υπό υψηλή πυκνότητα εκτροφής και τα ποσοστά μετατροπής τροφής είναι παρόμοια ή υψηλότερα από εκείνα που ισχύουν για τα περισσότερα καλλιεργούμενα είδη οστεϊχθύων. Όλα αυτά μεταφράζονται σε λήψη ενός εμπορεύσιμου μεγέθους και υψηλής βιομάζας σε λίγους μήνες ή λιγότερο από ένα έτος, ανάλογα με την προτίμηση του μεγέθους μιας δεδομένης αγοράς. Όλα αυτά τα είδη ζευγαρώνουν και αναπαράγονται σε αιχμαλωσία, τα αυγά τους εκκολάπτονται και τα νεαρά άτομα επιβιώνουν σε σημαντικό βαθμό με εξαίρεση τα νεαρά άτομα του χταποδιού *O. Vulgaris* (οι προνύμφες του παρουσιάζουν μεγάλα ποσοστά θνησιμότητας).

Αν και τα περισσότερα καλλιεργούμενα είδη αναπαράγονται σε συνθήκες αιχμαλωσίας και τα αυγά λαμβάνονται κατά τη διάρκεια της περιόδου αναπαραγωγής, ο συνολικός έλεγχος της αναπαραγωγής λείπει. Οι μελέτες θα πρέπει να εξετάσουν τους ζωοτεχνικούς παράγοντες (τύπος δεξαμενής, ποσότητα και την ποιότητα των τροφίμων) καθώς και τη χρονοβιολογία, τις αναλογίες φύλου, την αύξηση ενδογαμίας και την συνεισφορά αρσενικών στην παραγωγή απογόνων, την συστηματική διέλευση νέων ατόμων για την μείωση του ρυθμού της ενδογαμίας, την συμπεριφορά ζευγαρώματος και τις πράξεις πρόκλησης της αναπαραγωγής με τη χρήση φερομονών.

Οι μελέτες που επιτρέπουν την ικανότητα να ελεγχθεί εξ ολοκλήρου η σεξουαλική ωρίμανση και η ωοτοκία είναι απαραίτητες. Η γνώση της επίδρασης των φυσικών μεταβλητών στη σεξουαλική ωρίμανση και αναπαραγωγή πρέπει να καθοριστεί με σαφήνεια. Η επίδραση της έντασης του φωτός και η φωτοπερίοδος σχετικά με τη σεξουαλική ωριμότητα έχει μελετηθεί σε μερικά είδη (Zúñiga *et al.*, 1995) και χρειάζεται περαιτέρω έρευνα.

Η έρευνα θα πρέπει να επικεντρωθεί σχετικά με την ολοκλήρωση του κύκλου ζωής κάτω από ελεγχόμενες συνθήκες, που θα επιτρέψουν τη λήψη ενός επαρκούς αριθμού προγόνων για να αποφεύγονται βλαπτικές επιδράσεις στους φυσικούς πληθυσμούς, ανανεώνοντας τους γεννήτορες. Ορισμένες πειραματικές μελέτες χρησιμοποίησαν γεννήτορες για να ληφθούν τα ζώα για πολλαπλές γενεές όπως για *S. lessoniana* (Walsh *et al.*, 2002) και *S. officinalis* (Sykes *et al.*, 2006.). Τέτοια πρακτική κλειστού κύκλου με αιχμάλωτους γεννήτορες μπορεί να οδηγήσει σε αναπαραγωγική απομόνωση από άγριους πληθυσμούς, με αποτέλεσμα την απώλεια της γενετικής ποικιλότητας λόγω της χαμηλής αποτελεσματικότητας μεγέθους του πληθυσμού αναπαραγωγής και την εμφάνιση ενδογαμίας.

Τα κεφαλόποδα έχουν μια μονή περίοδο σεξουαλικής ωρίμανσης, εκκολάπτοντας μονές ή πολλαπλές μάζες αυγών κατά την διάρκεια μιας ή περισσότερων παρατεταμένων περιόδων ωρίμανσης. Έτσι, γεννάται η απορία εάν κατά την διάρκεια πειραμάτων εκτροφής οι γεννήτορες θα πρέπει να αντικαθίστανται από καινούργια άτομα κάθε νέα σεζόν ή περίοδο.

Η ελεγχόμενη παραγωγή επαρκών ποσοτήτων και η ποιότητα απογόνων παραμένει ένα σημαντικό εμπόδιο για την ανάπτυξη καλλιέργειας κεφαλόποδων. Στην

πραγματικότητα, η βιωσιμότητα των αυγών και των εκκολαπτόμενων μετα-προνυμφών εξαρτώνται από τις επιδράσεις του περιβάλλοντος κατά την ανάπτυξη των αυγών. Παρ' όλα αυτά, μικρή πρόοδος έχει σημειωθεί όσον αφορά τη διευκρίνιση της συσχέτισης μεταξύ της επίδρασης των περιβαλλοντικών παραγόντων και των απαραίτητων χειρισμών κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης ώστε να παραχθούν απόγονοι υψηλής ποιότητας, κατάλληλοι για εντατική εκτροφή.

Ζωοτεχνικές βρίσκονται σε συνεχή βελτίωση και θα πρέπει να προσαρμοστούν σε κάθε είδος και περιοχή. Για παράδειγμα, στις αναπτυσσόμενες χώρες που βρίσκονται σε τροπικές ζώνες με σχετικά υψηλές θερμοκρασίες (που συνδέονται με την ταχεία ανάπτυξη και συγκεκριμένα είδη κεφαλόποδων), το ανοικτό σύστημα σε θαλασσινό νερό, όπως οι επιπλέοντοι κλωβοί ή πήλινες δεξαμενές που χρησιμοποιούνται για *S. lessoniana* και *Sinermis* (Nabhitabhata *et al.*, 2005), φαίνεται το καταλληλότερο λόγω του χαμηλού κόστους κατασκευής και συντήρησής του.

Σε ορισμένες χώρες, εφαρμόζεται ήδη η νομοθεσία για την προστασία των ζώων για τα εκτρεφόμενα κεφαλόποδα (Mather & Anderson, 2007) και κάθε ζωοτεχνική ανάπτυξη θα πρέπει να γίνεται και να προσαρμόζεται ανάλογα με την τήρηση των αρχών 3Rs: αντικατάσταση, βελτίωση και μείωση (Andrews *et al.*, 2013).

Εκτός από τη διατροφή και την αναπαραγωγή, υπάρχουν και άλλα πεδία της έρευνας και ζωοτεχνικών μεθόδων που χρειάζονται μελλοντικές μελέτες και βελτίωση, όπως για παράδειγμα η παθολογία και λοιμώξεις που προσβάλουν το ευαίσθητο δέρμα των κεφαλοπόδων (Moltschaniwskyj *et al.*, 2007).

Τέλος, η καλλιέργεια κεφαλόποδων δικαιολογείται πλήρως δεδομένου ότι χρησιμοποιούνται κεφαλόποδα ως βιολογικά μοντέλα της νευροεπιστήμης (Sio, 2011), της συμπεριφοράς (Gherardi *et al.* 2012), της εξέλιξης (Strugnell *et al.*, 2011) και της μελέτης της κλιματικής αλλαγής (Noyola *et al.* 2013). Έχουν εισαχθεί πρόσφατα ως μοντέλα για μηχανοτρονική (Laschi *et al.* 2012), βιολογικά συγκολλητικά συστήματα (Cyran *et al.*, 2010) και την ανάπτυξη των ιστών (Rohrbach & Schmidtberg, 2006).

Επιπλέον, ορισμένα κεφαλόποδα έχουν δυνατότητα παραγωγής προϊόντων υδατοκαλλιέργειας όπου σχεδόν ολόκληρο το ζώο μπορεί να χρησιμοποιηθεί ή να ανακυκλωθεί (Villanueva *et al.*, 2014). Για παράδειγμα, μετά τη χρήση του μυός ως ανθρώπινη τροφή, υποπροϊόντα κεφαλόποδων μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την δημιουργία φυσικών προϊόντων, όπως τα σπλάχνα στη βιομηχανία ιχθυοτροφών (Le Bihan *et al.*, 2007), το σουπιοκόκκαλο (κατασκευασμένο από ασβέστιο ανθρακικού-99% αραγωνίτη) έχει εφαρμογή για τα φάρμακα και την βιομηχανία φαρμάκων (Kim *et al.*, 2012) και το μελάνι μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη βιομηχανία ανθρώπινων τροφίμων (σέπια σπαγγέτι). Επιπλέον, το μελάνι τους, αποδείχθηκε ότι έχει ιδιότητες ως υποκινητής της λειτουργίας του ανοσοποιητικού σε σπονδυλωτά (Liu *et al.*, 2011), καθώς λειτουργεί και ως αντιβακτηριακό (Mohanraju *et al.*, 2013), αντιμεταλλαξιγόνο (Liu *et al.*, 2008) και αντικαρκινικό (Senan *et al.*, 2013), όποτε έχει την δυνατότητα να χρησιμοποιηθεί στη βιοϊατρική.

Τα κεφαλόποδα είναι επίσης μεταξύ μερικών από τα πιο χαρισματικά θαλάσσια ζώα που γοητεύσουν το κοινό σε ενυδρεία και η εκτροφή τους μπορεί να συμβάλλει με την παροχή ζώων που έχουν ήδη προσαρμοστεί στις συνθήκες αιχμαλωσίας.

Έτσι, η παραγωγή θα πρέπει πιθανότατα να επεκταθεί πέρα από τη χρήση τους ως ανθρώπινη τροφή. Ως εκ τούτου, υπάρχει μια γενική αναγνώριση του δυναμικού των

κεφαλόποδων που πρέπει να εξελιχθεί σε πραγματική παραγωγή τα επόμενα χρόνια, ως μέσο για την προώθηση της διαφοροποίησης των εξόδων υδατοκαλλιέργειας σε μια βιώσιμη και οικονομική μορφή.

7. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

7.1 ΞΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Andrade JP, Baptista FD, Sykes AV, Porta JM, Porta J (2012) Genetic variation in consecutive generations of cultured cuttlefish, *Sepia officinalis*. Cephalopod International Advisory Council Symposium. Florianopolis, Brazil, Abstracts book

Andrews PLR, Darmaillacq AS, Dennison N, Gleadall IG, Hawkins P, Messenger JB, Osorio D, Smith VJ, Smith JA (2013) The identification and management of pain, suffering and distress in cephalopods, including anaesthesia, analgesia and humane killing. *J Exp Mar Biol Ecol* 447:46–64

Arkhipkin, A. I. (1992). Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages. *J. Northw. Atl. Fish. Sci*, 12, 63-74

Boletzky SV (1987) Fecundity in relation to intermittent or chronic spawning in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda) *Bull Mar Sci* 40:382-387

Boletzky SV (1998) Cephalopod eggs and egg masses. *Ocean Mar Biol Ann Rev* 36:341-371

Bourne GH, Danielli JF, Jeon KW (1979) International Review of Cytology: Volume 56 Academic Press Knipe & Beeman pp 10

Bower JR, Shakurai Y (1996) Laboratory observations of on *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommasperiidae) egg masses. *Am Malacol Bull* 13:65-71

Boyle PR, Chevis D (1992) Egg development in the octopus *Eledone cirrhosa*. Journal of Zoology. Volume 227, 4:623-638

Budelmann BU, Schipp R, Bolentzky SV (1997) Cephalopoda. In: Harrison F (ed) Microscopic anatomy of invertebrates, vol 6A, Mollusca II, chap. 3 , pp 119-414

Carrasco SA (2014) The early life history of two sympatric New Zealand octopuses: Eggs and paralarvae of *Octopus huttoni* and *Pinnoctopus*. Article in New Zealand Journal of Zoology. DOI: 10.1080/03014223.2013.827126

Curl Chun (1898-1899) The Cephalopoda, ATLAS. German Deepsea Expedition vol XVIII

Cyran N, Klinger L, Scott R, Griffiths C, Schwaha T, Zheden V, Ploszczanski L, Byern J (2010) Characterization of the adhesive systems in cephalopods. In: Byern J, Grunwald I (eds) Biological adhesive systems. Springer, Vienna, pp 53–86

Rohrbach B, Schmidtberg H (2006) Sepia arms and tentacles: Model systems for studying the regeneration of brachial appendages. Vie Milieu 56:175–190

De Lisa, E, Salzano, AM, Moccia, F, Scaloni, A, & Di Cosmo, A (2013). Sperm-attractant peptide influences the spermatozoa swimming behavior in internal fertilization in *Octopus vulgaris*. Journal of Experimental Biology, 216(12), 2229-2237.

Franklin AM, Squires ZE, Stuart-Fox D (2012) The energetic cost of mating in promiscuous cephalopod. Biol Lett Rev 8:754-756

Gherardi F, Aquiloni L, Tricarico E (2012) Revisiting social recognition systems in invertebrates.

Hanlon RT, Messenger JB (1996) Cephalopod behaviour. Oceanographic Literature Review, 11(43): 1131pp. Cambridge University Press, New York.

Hanlon RT, Ament S A, Gabr H (1999) Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda). *Marine Biology*, 134(4): 719-728.

Hanlon RT, Smale MJ, Sauer WH (2002) The mating system of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda, Mollusca) off South Africa: fighting, guarding, sneaking, mating and egg laying behavior. *Bulletin of Marine Science*, 71(1), 331-345.

ICES (2010) Report of the Workshop on Sexual Maturity Staging of Cephalopods, 8-11 November 2010, Livorno, Italy. ICES CM 2010/ACOM:49. 97 pp.

Iglesias J, Lidia F, Villanueva R (2014) Cephalopod culture, Springer Science + Business Media Dordrecht 1:3-13

Ikeda Y, Sakurai Y, Shimazaki K (1993) Fertilizing capacity of squid (*Todarodes pacificus*), spermatozoa collecting from various sperm storage sites, with special reference to the role of gelatinous substance from oviductal gland in fertilization and embryonic development. *Inv Reprod Develop* 23:39-44

Iwata Y, Shaw P, Fujiwara E, Shiba K, Kakiuchi Y, Hirohashi N (2011) Why small males have big sperm: dimorphic squid sperm linked to alternative mating behaviors.

King, A (2009) "*Sepia officinalis*, the common cuttlefish". The Cephalopod Page.

Laschi C, Cianchetti M, Mazzolai B, Margheri L, Follador M, Dario P (2012) Soft robotic arm inspired by the octopus. *Advanced Robotics* 26:709–727

Le Bihan E, Perrin A, Koueta N (2007) Effect of different treatments on the quality of cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) viscera. *Food Chem* 104:345–352 Kim et al., 2012

Liu CH, Li XD, Li YH, Feng Y, Zhou S, Wang FS (2008) Structural characterisation and antimutagenic activity of a novel polysaccharide isolated from *Sepiella maindroni* ink. *Food Chem* 110:807–813

Liu H, Luo P, Chen S, Shang J (2011) Effects of squid ink on growth performance, antioxidant functions and immunity in growing broiler chickens. *Asian-Australasian J Anim Sci* 24:1752–1756

Llipinski MR (1998) Cephalopod life cycles: patterns and exceptions. *South African Journal of Marine Science*. 20:1, 439-447

Mangold K (1987) Reproduction. In *Cephalopod life cycles*, P. R. Boyle (ed.), vol. II, pp. 157-200. London: Academic Press.

Mann T, Lutwak-Mann (2012) *Male Reproductive Function and Semen: Themes and Trends in Physiology, Biochemistry and Investigative Andrology* Springer Science & Business pp 35

Mather J (2006) Behaviour Development: A Cephalopod Perspective. *International Journal of comparative physiology* 19, 98-115

Mather JA, Anderson RC (2007) Ethics and invertebrates: a cephalopod perspective. *Dis Aquat Org* 75:119–129

Mohanraju R, Marri DB, Karthick P, Narayana K, Murthy KN, Ramesh C (2013) Antibacterial activity of certain cephalopods from Andamans, India. *Indian J Phar Biol Sci* 3:450–455

Nabhitabhata J, Nilaphat P, Promboon P, Jaroongpattananon C, Nilaphat G, Reunreng A (2005) Performance of simple large-scale cephalopod culture system in Thailand. *Phuket Mar Biol Cent Res Bull* 66:337–350
Sio FD (2011) Leviathan and the

soft animal: Medical humanism and the invertebrate models for higher nervous functions, 1950s–90s. *Med Hist* 55:369–374

Nesis KN (1996) Mating, spawning and death in oceanic cephalopod: a review. *Ruthenica* 6:26-37

Noyola J, Mascaró M, Caamal C, Noreña-Barroso E, Díaz F, Re AD, Sanchez A, Rosas C (2013) Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early juveniles of *Octopus maya*. *J Exp Mar Biol Ecol* 445:156–165

Pierce GJ, Allcock L, Bruno I, Bustamante P, González Á, Guerra Á, Jereb P, Lefkaditou E, Malham S, Moreno A, Pereira J, Piatkowski U, Rasero M, Sánchez P, Santos BM, Santurtún M, Seixas S, Sobrino I, Villanueva R (2010) Cephalopod biology and fisheries in Europe. ICES Cooperative Research Report No. 303, 175 pp.

Rocha, F, Guerra, A, Gonzalez AF (2001). A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 76(03): 291-304.

Rodhouse P, Nigmatullin C (1996) Role as consumers. *Phil Trans R Soc B* 351: 1003–1022.

Sauer WH, Lipiński MR (2010) Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orb (Cephalopoda: Loliginidae) *South African Journal of Marine Science* 9:1, 189-200

Senan VP, Sherief PM, Nair JR (2013) Cytotoxic effect of ink extracts of cuttlefish and squid on chick embryo fibroblasts'. *Int J Phar Sci Res* 4:1893–1896

Strugnell JM, Cherel Y, Cooke IR, Gleadall IG, Hochberg FG, Ibáñez CM, Jorgensen E, Laptikhovsky, VV, Linse K, Norman M, Vecchione M, Voight JR,

Allcock AL (2011) The Southern Ocean: Source and sink? Deep Sea Res Part 2 Tropical Stud Oceanogr 58:196–204

Takahashi N (1978) Ultrastructural Characteristics of the Proteid Yolk Formation in the Ovary of the Squid, *Todarodes pacificus* Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 29(2), 89–99. 1978.

Tricarico E, Borrelli L, Gherardi F, Fiorito G (2011) I know my neighbour: Individual recognition in *Octopus vulgaris*. Plos One 6(4):e18710

Vidal EA, Villanueva R, Andrade JP, Gleadall IG, Iglesias J, Koueta N, Rosas C, Segawa S, Grasse B, Franco-Santos R, Albertin C, Caamal-Monsreal C, Chimal M, Edsinger-Gonzales E, Gallardo P, Le Pabic C, Pascual C, Rumbedakis K, Wood J (2014) Cephalopod culture: current status of main biological models and research priorities. Adv Mar Biol 67:1-98

Villanueva R, Staaf DJ, Argüelles J, Bozzano A, Camarillo-Coop S (2012) A laboratory guide to in vitro fertilization of oceanic squids Aquaculture 342, 125-133

Villanueva R, Sykes AV, Vidal E, Rosas C, Nabhitabhata J, Fuentes L, Iglesias J (2014) Current status and future challenges in cephalopod culture. Cephalopod Culture, 479-489

Walsh LS, Turk PE, Forsythe JW, Lee PG (2002) Mariculture of the loliginid squid *Sepioteuthis lessoniana* through seven successive generations. Aquaculture 212:245–26
Sykes AV, Domingues PM, Andrade JP (2006) Effects of using live grass shrimp (*Palaemonetes varians*) as the only source of food for the culture of cuttlefish, *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758). Aquac Int 14:551–568

Wood JW, Day CL, Lee P, O'Dor RK (2000) CephBase: testing ideas for cephalopod and other species-level databases. *Oceanography* Vol. 13 No. 3/2000

Zúñiga OR, Olivares AP, Ossadón LR (1995) Influencia de la luz en la maduración sexual de hembras *Octopus mimus*. *Estudios Oceanol* 14:75–76

7.2 ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Λευκαδίτου Ε (2006) Συστηματική και Βιολογία των Κεφαλόποδων στο Βόρειο Αιγαίο. Διαδακτορική διατριβή. Πανεπιστήμιων Πατρών, Σχολή Θετικών Επιστημών, Τμήμα Βιολογίας 298 σελίδες + Παραρτήματα

7.3 ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Encyclopedia Britannica (2017) <https://www.britannica.com/animal/cephalopod>

FAO(2016) Globfish - Analysis and information on world fish trade
<http://www.fao.org/in-action/globefish/market-reports/resource-detail/en/c/451057/>

University of College Cork (2014) <https://cephalopods2014.wordpress.com/biology/>

Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο (2012) Άγνωστος συγγραφέας. Συνομοταξία μαλάκια (Molluska) <http://www.geo.auth.gr/courses/ggg/ggg320y/Molluska.htm>

Νταιλάνης Σ (2014) Βιολογία ζώων/Μαλάκια, Κεφ.16.

<https://eclass.upatras.gr/modules/document/file.php>

8. ABSTRACT

Cephalopods are the most evolved mollusks, occupying an important place in marine ecosystems. Some species, such as cuttlefish, octopus and squid, are of particular commercial interest. The growing market demand for these species has led to the development of specialized fishing gears for their capture, whereas, in recent decades, researches have been made about the completion of their lifecycle in farming conditions with massive farming in aquaculture units. To achieve this, first and foremost knowledge about reproduction must be acquired. In this project, is made an extensive review of published information on cephalopod reproduction.

Cephalopods are gonochoristic and there are no known cases of hermaphroditism or sex change. Fertilization is considered internal since males transfer sperm to a female's internal or external sperm storage location.. The reproduction process requires high energy expenditure from both sexes, resulting in depletion and dying after their single reproduction cycle. In order to ensure their reproduction success, the different cephalopod species have adopted a variety of mating and spawning tactics.

Key words : cephalopods, reproduction, cephalopod's culture